UNTERSUCHUNGEN ZUR JAHRESPERIODIK DER FORTPFLANZUNG BEI WEIBLICHEN RUINENEIDECHSEN (LACERTA SICULA CAMPESTRIS DE BETTA[+])

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Peter Fischer
aus Breslau

[+]) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft Fi 78/11
„Biologie der Zeitmessung", „Reptilien-Fortpflanzung"

1976

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41534921_0013

UNTERSUCHUNGEN ZUR JAHRESPERIODIK DER FORTPFLANZUNG BEI WEIBLICHEN RUINENEIDECHSEN (LACERTA SICULA CAMPESTRIS DE BETTA+)

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Peter Fischer
aus Breslau

+) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft Fi 78/11
„Biologie der Zeitmessung", „Reptilien-Fortpflanzung"

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 7
Referent: Prof. Dr. Klaus Fischer
Korreferent: Prof. Dr. Georg Birukow
Tag der mündlichen Prüfung: 1. Juli 1976

GLIEDERUNG

	Seite
1. Einleitung	1
2. Material und Methode	7
2.1. Versuchstiere und ihre Haltungsbedingungen	7
2.2. Bestimmung des Fortpflanzungszustandes der Weibchen	10
2.2.1. Autopsie	10
2.2.2. Laparotomie	12
2.3. Einteilung in Fortpflanzungsstadien	13
2.4. Fortpflanzungszustand männlicher Tiere	15
2.5. FSH-Injektion	15
3. Ergebnisse	16
3.1. Fortpflanzungszyklus weiblicher Lacerta sicula campestris	16
3.1.1. Fortpflanzungsaktivität unter natürlichen Verhältnissen	16
3.1.2. Verlauf der Fortpflanzungsaktivität unter Laborbedingungen in einer an Göttinger Verhältnisse angepaßten Photoperiode bei 25 bis 30°C	18
3.1.2.1. Das Gewicht der Ovarien	18
3.1.2.2. Der Durchmesser des größten Follikels	19
3.1.2.3. Die Höhe der Drüsenschicht im Ovidukt	20
3.1.2.4. Das Keimepithel	20
3.2. Untersuchungen zum Problem der Refraktärperiode	22
3.2.1. Vorverlegung der Fortpflanzungsaktivität in den Winter	22
3.2.2. Wiederholung des Experiments in 3.2.1. unter veränderten Haltungsbedingungen	26
3.2.3. Dauer der Refraktärperiode	28
3.2.4. Einfluß sexuell stimulierter Männchen auf die Gonadenentwicklung der Weibchen während der Refraktärperiode	33
3.2.5. FSH-Applikation während der Refraktärzeit	34

3.2.6. Langzeiteinwirkung verschiedener Photoperioden bei hoher Temperatur von der Refraktärperiode an 36

3.2.6.1. LD 14:10/30°C 36

3.2.6.2. LD 8:16 / 30°C 38

3.2.6.3. Dauerlicht bei 25°C 40

3.2.7. Beeinflussung des verfrühten Einsetzens der Fortpflanzungsaktivität durch verschiedene Temperaturvorbehandlung während der Refraktärperiode 42

3.3. Progressionsphase 45

3.3.1. Einflüsse verschiedener Photoperioden bei konstant hoher Temperatur (25°C) zu verschiedenen Zeiten im Herbst und Winter 45

3.3.2. Verlängerung der Winterruhebedingungen bis zum Sommer 56

3.3.3. Wirkung einer Temperaturerhöhung von 5 auf 25°C bei Dauerdunkel 57

3.3.4. Einschaltung einer Kältephase (12°C) in einen Langtag bei hoher Temperatur (30°C) 58

3.3.5. Einsetzen der Fortpflanzungsaktivität bei unterschiedlichen Temperaturen von 7 bis 30°C in einem LD 14:10 61

3.3.5.1. Einfluß extrem hoher Temperaturen auf das Fortpflanzungssystem inaktiver und reproduktiver Weibchen 65

3.3.6. Wirksamkeit von exogenem FSH bei verschiedenen Temperaturen 68

3.4. Regressionsphase 71

4. Diskussion 78

4.1. Fortpflanzungszyklus weiblicher Ruineneidechsen 78

4.2. Physiologie der Refraktärperiode 81

4.3. Physiologie der progressiven Phase 96

4.4. Physiologie der Regressionsphase 102

4.5. Endogene Komponente in der Jahresperiodik 108

5. Zusammenfassung 113

6. Literaturverzeichnis 115

Anhang

1. EINLEITUNG

Die jahreszeitlichen Veränderungen in der Umwelt mit ihren ausgeprägten Schwankungen in der Tageslänge, der Temperatur und im Nahrungsangebot verlangen von den Tieren der mittleren und höheren Breiten, sich diesen zyklischen Vorgängen in geeigneter Weise anzupassen. Im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung hat sich eine Vielfalt von physiologischen Anpassungsmechanismen herausgebildet, wie sie z.B. im Herbst- und Frühjahrszug der Vögel, im Wechsel von Haar- oder Federkleid, im Winterschlaf und in den verschiedenen Fortpflanzungszyklen vorzufinden sind.

Die Fortpflanzung ist eine in der Generationenfolge besonders kritische und störungsempfindliche Phase, die es vor allem gilt, gut mit der Umweltperiodik zu synchronisieren. Bei oviparen Reptilien, wie z.B. bei Lacerta sic. camp., müssen zur Zeit der Eiablage die klimatischen Bedingungen (Temperatur, Feuchtigkeit) so beschaffen sein, daß die im Boden abgesetzten Gelege zur Entwicklung kommen können und anschließend muß für die geschlüpften Jungen ein ausreichendes Nahrungsangebot zur Verfügung stehen.

Eine zeitlich optimale Einpassung der Fortpflanzungsgeschehnisse in den Jahresgang der Umweltveränderungen erfordert genaue Steuerungsmechanismen, die einerseits gewährleisten müssen, daß der Organismus beim Einsetzen günstiger Verhältnisse bereits soweit vorbereitet ist, daß er ohne Zeitverlust reagieren kann. Zum anderen muß aber auch ein unzeitgemäßes Ausbrechen der Fortpflanzungsaktivität bei zwischenzeitlichen Schönwetterperioden unterbleiben.

Analog den Verhältnissen bei der Tagesperiodik könnte ein Steuermechanismus, dem ein endogener Rhythmus zugrunde liegt, der

durch Zeitgeber mit der Umweltperiodik in Phase gebracht wird, auch für die Jahresperiodik von großem Vorteil sein. Der Nachweis für die Gültigkeit dieser Modellvorstellung wurde in den letzten Jahren für eine wachsende Anzahl von Tierarten geführt (Übersicht: Berthold 1974).

Von allen Umweltfaktoren in den gemäßigten und arktischen Breiten bietet die Tageslänge die zuverlässigste Information über den Fortgang der Jahreszeiten. In zahlreichen Arbeiten, insbesondere bei Vögeln, erwies sie sich als der primär die Jahresperiodik der Fortpflanzung steuernde Faktor (Übersichten: Aschoff 1955, Farner 1966, Farner und Lewis 1971, Immelmann 1967, van Tienhoven und Planck 1973, Wolfson 1966); bei den Weibchen müssen aber oft zusätzliche Faktoren (z.B. stimulierte Männchen, Nistmaterial) vorhanden sein, um einen vollständigen Ovarzyklus zu ermöglichen (Aschoff 1955, Burger 1942, Farner et al. 1966, Immelmann 1967, King et al. 1966, Lehrman 1959, Matthews 1939, Vaugien 1951).

Reptilien sind als ektotherme Organismen in ihren basalen Stoffwechsel- und Entwicklungsprozessen in starkem Maße temperaturabhängig (z.B. Hudson und Bertram 1966).

Jedoch verfügen sie auch über Mechanismen, die eine Thermoregulation in beträchtlichem Umfang ermöglichen (Übersichten: Bogert 1959, Garrick 1974, Whitfield und Livezey 1973, Templeton 1970).

Eine besondere Rolle spielt die Temperatur bei der Steuerung der Fortpflanzung; ihr Einfluß kann den bei Vögeln noch überragenden der Photoperiode in bestimmten Phasen weit übertreffen (Übersichten: Fischer 1974, Licht 1972a). In dieser Hinsicht werden folgende Temperaturwirkungen beschrieben:

1. Förderung des Einsetzens der Gonadenaktivität im Frühjahr

durch hohe Temperatur (Licht 1966, 1967a,b,1971, 1972 a,b, 1973, Licht et al. 1969, Marion 1970, Tinkle und Irwin 1965),
2. Verzögerung der Gonadenregression durch niedrige Temperatur und Beschleunigung durch hohe Temperatur (Fischer 1970c, 1971),
3. Reaktivierung des Fortpflanzungssystems im Spätsommer und Herbst durch niedrige Temperatur (Fischer 1968b, 1970 b). Licht (1966, 1967 a, b, 1969) berichtet eine temperaturabhängige photoperiodische Wirkung bei dem Rotkehlleguan Anolis carolinensis und spricht der Temperatur die primär steuernde Funktion zu. Dagegen weist Fischer (1968 c, 1969, 1971) in ähnlichen Experimenten bei der Ruineneidechse Lacerta sicula campestris der Photoperiode die primäre und der Temperatur nur eine die Intensität der photoperiodischen Wirkung beeinflussende Rolle zu. Einen Überblick über die Bedeutung von Photoperiode und Temperatur bei Reptilien geben Bartholomew (1959), Farner (1961, 1965), Fischer (1974) und Licht (1972 b). Sowohl Temperatur als auch Photoperiode wechseln in ihrer Wirksamkeit jahreszyklisch (Fischer 1968 b,c, 1971, 1975; Licht 1967 b, 1972 b). Eine systematische und detaillierte Analyse des Einflusses dieser beiden Faktoren auf den Jahreszyklus der Fortpflanzung liegt bisher nur für zwei Reptilien-Arten, den amerikanischen Leguan Anolis carolinensis (Licht 1966, 1967 a,b, 1968, 1969, 1971, 1972a,b,1973) und die europäische Halsbandeidechse Lacerta sicula campestris (Fischer 1967, 1968 a,b,c, 1969, 1970 a,b,c, 1971, 1974, Fischer und Ewald 1972) vor.

Außer exogenen können bei Reptilien auch endogene Faktoren in die Steuerungsprozesse der Fortpflanzung eingeschaltet sein, wie Fischer (1967, 1969) erstmals nachwies. Jüngste Befunde

dieses Autors bei Lacerta sicula campestris deuten sogar auf das Vorkommen eines circannualen Rhythmus der Hodenaktivität hin (Fischer 1976, unveröffentlicht).

Die Fortpflanzungszyklen weiblicher Reptilien sind für eine beachtliche Anzahl von Arten beschrieben worden (Übersicht: Fitch 1970). Jedoch experimentelle Befunde über die Abhängigkeit dieser Fortpflanzungszyklen von exogenen und endogenen Faktoren liegen erst für etwa 15 Arten vor. Einigen Autoren gelang es durch künstliches Verlängern der Photoperiode und Erhöhen der Temperatur verfrühte Ovarienaktivität im Winter hervorzurufen (Badir und Hussein 1964, Bartholomew 1953, Mayhew 1961, 1964), andere berichten dagegen das Ausbleiben einer positiven Reaktion in derartigen Versuchen (Mellish 1936, Mellish und Meyer 1937, Bartholomew 1950). Die Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Reptilien auf erhöhte Temperatur und Photoperiode zu verschiedenen Zeiten des Jahres untersuchten Botte et al. (1976) bei Lacerta sicula sicula, Marion (1970) bei Sceloporus undulatus, Licht (1973) bei Anolis carolinensis und Tinkle und Irwin (1965) bei Uta stansburiana. Dabei stellte sich bei diesen Arten heraus, daß auf die Fortpflanzungsperiode eine Phase folgt in der das Fortpflanzungssystem auf die zu anderer Zeit höchst wirksamen exogenen Reize nicht anspricht. Eine solche Phase wird seit Bissonette und Wadlund (1931) in Analogie zu den Verhältnissen in der Herz- und Nervenphysiologie als Refraktärperiode bezeichnet.

Bei weiblichen Tieren kann der Erfolg eines Stimulierungsexperimentes in starkem Maße davon abhängen, ob zusätzliche Bedingungen erfüllt sind (Aschoff 1955). Dies konnte in zwei Fällen experimentell auch für Reptilien-Weibchen gezeigt werden, so läßt sich die Fortpflanzungsrate bei Anolis sagrei, einer

tropischen Leguanart, durch hohe Leuchtfeuchtigkeit (Brown und Sexton 1973) und bei Anolis carolinensis durch die Anwesenheit des Geschlechtspartners (Crews 1973, 1975) erheblich steigern.

Über welche Mechanismen und Strukturen auf der Reizeingangsseite die Perzeption der primären Licht- und Temperaturreize, ihre Verarbeitung und das Zusammenspiel mit endogenen Oscillatoren erfolgt, ist noch weitgehend ungeklärt. Der physiologisch gesicherte Anfang der Wirkungskette, die letztlich zur Gonadenreaktion führt, findet sich in Kerngebieten des Hypothalamus. Insbesondere im Nucleus tuberis werden neurosekretorische Neurone dazu angeregt Gonadotropin-Releasing-Hormone zu produzieren, die dann in der Eminentia mediana in zur Hypophyse führende Blutgefäße sezerniert werden. Im Hypophysenvorderlappen bewirken diese Releasing-Hormone die Sekretion gonadotroper Hormone, die peripher für Follikelwachstum und Ovulation verantwortlich sind. Dieses vor allem an Vögeln und Säugetieren gewonnene Konzept dürfte im wesentlichen auch für Reptilien Gültigkeit besitzen (Callard et al. 1972 a).

Einen Überblick über die hormonalen Kontrollmechanismen des Reptilien-Ovars geben Callard et al. (1972 a), Kehl und Combescot (1955) und Licht (1972). Der Nachweis der ovarstimulierenden Wirkung verschiedener gonadotroper Präparate wurde bei mehreren Arten geführt (Callard et al. 1972 b, Ferguson 1966, Jones (1969), Licht (1970, 1971, Licht und Crews 1975, Licht und Hartree 1971). Bei Thamnophis radix (Cieslak 1945), Sceloporus undulatus (Altland 1939), Anolis carolinensis (Pqris 1941)und Xantusia vigilis (Miller 1948) ließen sich Korrelationen zwischen saisonaler Fortpflanzungsaktivität und den

Aktivitätszuständen bestimmter endokriner Zellen im Hypophysenvorderlappen herstellen. Folgerichtig führte Hypophysektomie zur Atrophie von Ovar und Ovidukt (Callard et al. 1972 c, Callard und Zeigler 1970, Panigel 1956). Die im Ovar gebildeten Sexualhormone dürften in einen negativen Feedback-Regelkreis eingeschaltet sein, wie intrahypothalamische Implantationen von Östrogenen zeigten (Callard und Mc Connell 1969, Lisk 1967).

Ziel dieser Arbeit ist es durch Variation der exogenen Bedingungen, die Reaktionsfähigkeit dieses komplexen Wirkungsgefüges zu verschiedenen Jahreszeiten zu prüfen. Vorteilhaft ist es, daß wir durch die Untersuchungen von Fischer (1967-1976) bereits umfangreiche Kenntnisse über die Steuerung der Fortpflanzung der männlichen Tiere dieser Lacerta-Art besitzen. So kann zusätzlich in einer vergleichenden Analyse darauf geachtet werden, inwieweit geschlechtsspezifische Unterschiede in der Antwortbereitschaft bestehen.

2. MATERIAL UND METHODE

2.1. Versuchstiere und Haltungsbedingungen

Die Versuchstiere gehören der norditalienischen Unterart der Ruineneidechse Lacerta sicula campestris (De Betta) (Gatt. Halsbandeidechsen) an. Ihr natürliches Verbreitungsgebiet erstreckt sich in Norditalien von der Poebene bis zur Provinz Rom und den Abruzzen (Mertens und Wermuth 1960). Die Eidechsen wurden über den Fachhandel bezogen und stammen nach Auskunft der Händler aus der näheren Umgebung von Bologna ($44^{\circ}29'$ n.Br.). Zu Versuchszwecken wurden nur Weibchen verwendet, deren Körperlänge von der Schnauzenspitze bis zum After mindestens 5,5 cm betrug. Dieser Körperlänge entspricht ein Mindestkörpergewicht von etwa 4,5 gr.

In Göttingen eintreffende Eidechsen, die nicht sofort für Versuchszwecke verwendet wurden, erhielten eine an hiesige Verhältnisse angepaßte Photoperiode bei 25 bis 30°C. In der kalten Jahreszeit (Oktober bis März) wurden sie in Holzkisten in feuchtem Torfmoos bei 5 bis 6°C und Dauerdunkel gehalten. Überwinternde Eidechsen, die in Experimente mit höheren Temperaturen überführt werden sollten, wurden 12 bis 24 Stunden zuvor an Zimmertemperaturen akklimatisiert.

Während der ersten Experimente (S.22-29) lebten die Eidechsen in denselben Terrarien und mit gleicher Ausstattung, wie sie Fischer (1968 b) für seine Versuche mit männlichen Ruineneidechsen in diesem Labor benutzte: Der Boden der Terrarien war mit einer ca. 3 cm dicken Kalkmergelschicht bedeckt, und röhrenartige Korkrindenstücke dienten als Unterschlupf. Im Rahmen eines vorgegebenen Licht-Dunkelwechsels war es den Eidechsen möglich,

sich dem Lichteinfluß durch Eingraben oder Aufsuchen der dunklen Röhren mehr oder weniger zu entziehen. Eine ähnliche Wahlmöglichkeit bestand hinsichtlich der Temperatur: Durch Klettern an die Decke der Terrarien in unmittelbarer Nähe der Leuchtstoffröhren konnten die Eidechsen die Körpertemperatur erhöhen oder durch Verkriechen in den meist feuchten Boden unter das große Tontrinkgefäß erniedrigen. In allen späteren Versuchen war diese Möglichkeit einer verhaltensgesteuerten Regulation der Körpertemperatur stark eingeschränkt: Als Terrarien wurden oben offene Plastikbehälter mit einer Grundfläche von 50 x 80 cm^2 (20-40 Tiere), 30 x 50 cm^2 (5-20 Tiere) oder 20 x 30 cm^2 (1-5 Tiere) verwendet. Die glatten Wände gestatteten kein Emporklettern zur Lichtquelle und eine nur 5 mm dicke Sandschicht erlaubte kein Eingraben in den Boden. Nicht eingeschränkt wurde dagegen die Wahlmöglichkeit der Eidechsen, sich im trockenen Terrarienbereich aufzuhalten oder zur Abkühlung die feuchte Umgebung des Trinkgefäßes aufzusuchen. Ein solcher Bezirk gewährleistet, daß Verzögerung oder Hemmung der Ovulation und Eiablage infolge hoher Trockenheit vermieden werden.

Das Nahrungsangebot bestand zum überwiegenden Teil aus Mehlwürmern *ad libidum*. Einmal im Monat wurden Grillen aus eigener Zucht verfüttert. Das Trinkwasser wurde täglich erneuert und ihm etwa 14-täglich ein Vitaminpräparat (Multibionta) beigefügt. Bei dieser Haltung gediehen die Tiere gut. Die Mortalitätsrate lag bei ca. 5 %, wobei zu bemerken ist, daß die Lebenserwartung adult gefangener Eidechsen nach Kramer (1937) zwei Jahre nicht übersteigen soll.

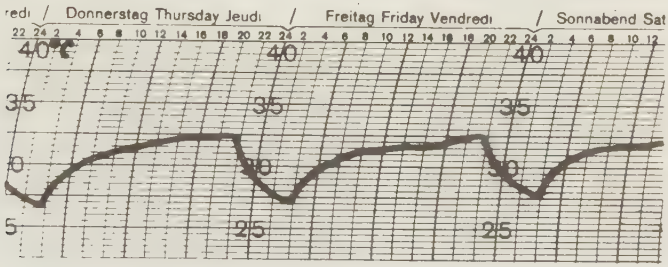
Als Lichtquelle dienten Tageslichtleuchtstoffröhren (Osram L Universalweiß) von 25, 20 oder 15 Watt. Diese erzeugten je nach

Wattzahl und Befestigungshöhe über dem Terrarium auf dessen Boden eine Beleuchtungsstärke von 200 bis 800 Lux. Eine Beeinflussung durch unterschiedliche Luxwerte ist in diesem Bereich nicht zu erwarten (Reinhardt, 1974, unveröffentlicht).

Die Photoperioden und Lufttemperaturen waren in den Versuchen sehr unterschiedlich, deshalb werden sie bei der näheren Beschreibung der Experimente angegeben (Kap. 3).

Mit den täglichen Licht-Dunkel-Wechseln einher gingen tagesperiodische Temperaturschwankungen mit einer Amplitude bis zu 5°C (Abb. 1).

Abb. 1



Originalregistrierung der täglichen Temperaturschwankungen in einem LD 18:6 bei 30°C

Im Bereich von 5 bis 30°C steigt die Körpertemperatur gegenüber der aktuell gemessenen Umgebungstemperatur während der Lichtzeit im Mittel um nur 1,5°C an. Die Körpertemperatur wurde rektal mit einem Sekundenthermometer auf 0,1°C genau gemessen. Bei eingestellten Lufttemperaturen von 35 und 40°C lagen die Körpertemperaturen durchschnittlich 1,6 bzw. 3,9°C niedriger als die tatsächliche Temperatur 1 cm über dem Terrarienboden gemessen.

2.2. Bestimmung des Fortpflanzungszustandes der Weibchen

Die Untersuchung des Fortpflanzungszustandes wurde entweder durch Autopsie oder Laparotomie vorgenommen.

2.2.1. Autopsie

Als Parameter dieser Methode dienten:

1. das absolute Gewicht beider Ovarien
2. das absolute Gewicht beider Ovidukte

Die Eidechsen wurden mit Chloroform getötet, Ovarien und Ovidukte entnommen und sofort auf 0,1 mg genau gewogen.

3. der Durchmesser des größten Follikels

Ovarien und Ovidukte wurden in Bouin-Hollande fixiert und in der üblichen Weise bis ins Paraffin überführt (Romeis 1948). Vom linken Ovar wurden lückenlose Serien von 10 oder 12 µ dicken Längsschnitten hergestellt. Die Färbung der Schnitte erfolgte nach der Eisenhämatoxmethode von Heidenhain, gegengefärbt wurde mit Benzolichtbordeaux oder Eosin. Vom histologischen Präparat wurde ein vergrößertes Abbild auf eine Mattscheibe projiziert und durch eine Reihe vergleichender Messungen der mediane Durchmesser des größten Follikels bestimmt, indem das arithmetische Mittel aus den beiden Meßwerten zweier senkrecht aufeinanderstehender Durchmesser gebildet wurde. Ovarien mit vitellogenetischen Follikeln lassen sich infolge ihres Dottergehaltes nur schwer schneiden, deshalb wurde hier der größte Durchmesser an ebenfalls fixiertem und paraffiniertem Material mit der Schublehre ermittelt. Unterschieden sich die Ovarien eines Tieres um mehr als 10 mg, so wurde auch das rechte Ovar zur Beurteilung des Aktivitätszustandes mit herangezogen.

4. Höhe der Drüsenschicht im Ovidukt

Dem Ovidukt wurde ein etwa 1 cm langes Stück aus der mittleren Region, dem Uterus (vgl. S. 20) entnommen und histologisch in der gleichen Weise wie mit den Ovarien verfahren. Querschnitte von 10 µm Dicke wurden angefertigt. Als gut ausmeßbar erwies sich die Höhe der Drüsenschicht, d.h. der Bereich vom Lumen bis zur muskulösen Schicht der Uteruswand (vgl. Abb. 6). Der Mittelwert aus 20 solchen Einzelmessungen von 5 verschiedenen Stellen des Uterus ergab jeweils einen Abbildungspunkt.

5. sekretorische Aktivität der Drüsenzellen im Ovidukt

Die sekretorische Aktivität in den tubulären Uterusdrüsenzellen, wird den drei in Abb. 6 wiedergegebenen Stadien zugeordnet.

6. Farbe der Follikel (Abb. 2)

Heranwachsende Oozyten ändern im Laufe ihrer Entwicklung zu sprungreifen Follikeln infolge Dottereinlagerung ihr Aussehen. Kleine Oozyten bis etwa 2,0 mm Durchmesser (frisch gemessen) enthalten wenig Dotter. Sie sehen entweder glasig-farblos oder weißmilchig aus. Bei einer Größe von 2,0 bis 2,5 mm erscheinen sie weiß-gelblich. Durch vermehrte Einlagerung von Dottermaterial in die Eizelle kommt es zu starker Größenzunahme. Bereits bei einem Durchmesser von 2,5 bis 3,0 mm heben sich vitellogenetische Follikel durch ihre Gelbfärbung und starke Vascularisation deutlich von nichtvitellogenetischen ab.

7. Oviduktеier, Gelege und Corpora lutea

Sobald Ovulation und Eiablage erfolgt sind, genügen die genannten Kriterien allein nicht mehr, den Fortpflanzungszustand eindeutig zu charakterisieren; denn nach dem Follikelsprung vermindert sich das Gewicht der Ovarien um etwa das 30-fache, und nach der Ei-

ablage sinken Oviduktgewichte und Drüsenschichthöhe infolge Sekretabgabe zur Eihüllenbildung rapide ab. Wichtig war es deshalb auf abgelegte Eier zu achten. Weibchen, die ein Gelege hervorgebracht haben, können aufgrund der in den Ovarien vorfindbaren Corpora lutea identifiziert werden (Abb. 2).

2.2.2. Laparotomie

Ein Vorteil dieser Methode liegt darin, daß durch wiederholte Anwendung der Reproduktionsablauf beim Einzeltier über einen längeren Zeitraum hin verfolgt werden kann. Die Eidechsen wurden mit Äthyläther narkotisiert und das Operationsfeld desinfiziert. Durch einen 0,5 bis 1 cm langen, lateral etwas unterhalb der Mittellinie geführten Einschnitt wurde die Leibeshöhle caudal der Rippen eröffnet. Die asymmetrische Lage der Ovarien begünstigt die Untersuchung des linken weiter caudal gelagerten Ovars. Mit einer Pinzette wird es vorsichtig an die Körperoberfläche gezogen. Dabei treten Schwierigkeiten nur dann auf, wenn der Fettkörper sehr groß und die Harnblase prall gefüllt ist, so daß die Gefahr besteht diese zu verletzen. Zu wiederholten Untersuchungen wurden linkes und rechtes Ovar meist alternierend gewählt. Vorausgegangene Autopsieergebnisse hatten gezeigt, daß beide Ovarien sich im allgemeinen in ihrem Entwicklungszustand sehr gleichen, deshalb wurde es als ausreichend erachtet, Ovar und Ovidukt nur einer Körperseite zur Beurteilung heranzuziehen. Dadurch, daß der Aktivitätszustand der Ovidukte beider Seiten infolge hormonaler Steuerung durch die Ovarien stets demjenigen des am weitesten entwickelten Ovars entspricht, gibt ein aktivierter Ovidukt bei nichtaktivem Ovar einen deutlichen Hinweis darauf, daß das Ovar der nicht untersuchten Seite in der Entwicklung weiter

vorangeschritten sein muß. Diesem wurde nachgegangen.

Nach dem Eingriff wurde die Wunde durch ein Pflaster aus luftdurchlässigem Tesaband verschlossen. Bei hoher Temperatur heilte sie innerhalb weniger Tage. Ausfälle gab es nur, wenn die Narkose überdosiert war, oder die Harnblase verletzt wurde. Vergleichende Untersuchungen ergaben keine Anhaltspunkte für eine Beeinträchtigung der Fortpflanzungsaktivität durch den operativen Eingriff.

Der Durchmesser des größten Follikels wird mit der Schublehre auf 0,1 mm genau gemessen. Außerdem werden notiert: Farbe des größten Follikels, Vorkommen und Anzahl vitellogenetischer Follikel, Anzahl der Follikel größer als 0,5 mm, Vorhandensein von Corpora lutea und großer atretischer Follikel, sowie der Aktivitätszustand des Oviduktes.

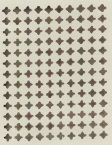
2.3. Einteilung der Fortpflanzungsstadien

Anhand der aufgeführten Parameter wird der Fortpflanzungszustand der Ruineneidechsenweibchen in die nachstehend definierten Stadien eingeteilt:

Stadium I Die Fortpflanzungsorgane befinden sich im Ruhezustand:

Größter Follikeldurchmesser kleiner als 2,0 mm,
Follikelfarbe glasig-durchscheinend bis weißmilchig,
Ovariengewichte kleiner als 45 mg,
Oviduktgewichte kleiner als 45 mg,
Höhe der Drüsenschicht im Ovidukt kleiner als 50 µm,
Keine Sekrete in den tubulären Drüsenzellen.

Stadium II In den Ovarien und Ovidukten deutet sich beginnende Fortpflanzungsaktivität an:



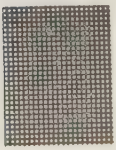
Größter Follikeldurchmesser zwischen 2,0 und 2,5 mm (1,5 - 1,8 mm im histologischen Präparat),
Farbe des größten Follikels weißgelblich (s. Abb. 2)
Ovariengewichte größer als 45 mg,
Oviduktgewichte größer als 45 mg,
Höhe der Drüsenschicht im Ovidukt größer als 50 µm,
Teilweise Sekrete in den tubulären Drüsenzellen.

Stadium III Die Fortpflanzungsorgane befinden sich in reproduktivem Zustand; Vitellogenesephase des Ovars:

Größter Follikeldurchmesser größer als 2,5 mm,
die Dotterfollikel sind gelb und stark vascularisiert (s. Abb. 2)
Ovariengewichte größer als 55 mg,
Oviduktgewichte größer als 55 mg,
Höhe der Drüsenschicht im Ovidukt größer als 60 µm,
viel Sekret in den tubulären Drüsenzellen.

Stadium IV Ovulation ist erfolgt, Eier in den Ovidukten.
Die Ovarien weisen große Corpora lutea auf.

Stadium V Eier abgelegt; in den Ovarien degenerierende Corpora lutea. Falls kein weiterer Eizyklus eingesetzt hat, haben die Fortpflanzungsorgane wieder das Aussehen wie im Stadium I.



2.4. Fortpflanzungszustand männlicher Tiere

Der Fortpflanzungszustand männlicher Lacerta sic. camp. wurde nach der von Fischer (1968 b) angegebenen Methode histologisch untersucht. Als reproduktiv wurden Männchen gewertet, in deren Hoden Spermien nachweisbar waren.

2.5. FSH-Injektion

Als follikelstimulierendes Hormon wurde das FSH-Präparat SH 8.0820 Charge 005 der Firma Schering AG in Berlin verwendet. Die Injektionen erfolgten intraperitoneal in einer Dosis von 0,5IE FSH/O,1 ml physiologische NaCl oder 1IE FSH/0,1 ml physiologische NaCl. Sie wurden an aufeinanderfolgenden Tagen stets zur gleichen Tageszeit (18-20 h) verabreicht. Der Fortpflanzungszustand der Tiere wurde vor Beginn der Versuche durch Laparotomie festgestellt.

3. ERGEBNISSE

3.1. Fortpflanzungszyklus weiblicher Lacerta sicula campestris

3.1.1. Fortpflanzungsaktivität unter natürlichen Verhältnissen

Zu verschiedenen Zeiten des Jahres konnten Lacerta sicula campestris - Frischfänge erhalten werden, die gleich nach ihrem Eintreffen in Göttingen laparotomiert wurden. Den Fortpflanzungszustand dieser Tiere gibt Tabelle 1 wieder: 60 % der Anfang April untersuchten Weibchen (n=10) haben vitellogenetische Follikel. Die Ovulation ist noch nicht erfolgt. Ende Mai/ Anfang Juni hat dann nahezu die Hälfte der Weibchen (n=157) Eier in den Oviducten, 25 bis 35 % befinden sich im Stadium der Vitellogenese. Große Corpora lutea weisen bei 13 % der Weibchen zu dieser Zeit darauf hin, daß sie vor kurzem erst Eier abgelegt haben. Es ist anzunehmen, daß die restlichen inaktiv angetroffenen Tiere sich bereits in der Übergangsphase zwischen zwei Ovarialzyklen befinden. Anfang Juli zeichnet sich deutlich ein Rückgang in der reproduktiven Aktivität ab. Etwa je 19 % der Weibchen weisen vitellogenetische Follikel, Oviducteier oder große Corpora lutea auf. Mitte August finden sich keine Anzeichen dafür mehr, daß in diesem Monat noch Ovulationen erfolgt sind. Zwei von 10 Tieren zeigen aber noch Dotterfollikel. Im September und Oktober werden nur Weibchen mit inaktiven Ovarien angetroffen.

Die Fortpflanzungsperiode erstreckt sich demnach unter natürlichen Bedingungen etwa von Ende März bis in den August.

Tabelle 1: Reproduktionszustand weiblicher Lacerta sic. camp. unmittelbar nach ihrem Eintreffen in Göttingen

Datum	n	Stadium III (Vitellogenese)	Stadium IV (Ovidukteier)	Stadium V (Eier abgelegt gr. Corp. lutea)	Prozent ♀♀ (Stadium III und IV)	reproduktive
9.4.1969	5	3	-	-	60	
24.4.1969	5	3	-	-	60	
28.5.1973	77	19	40	11	76,6	
2.6.1972	48	21	20	5	85,4	
2.6.1973	32	10	16	4	81,3	
26.6.1969	5	2	-	2	40	
5.7.1972	42	8	7	8	35,7	
13.8.1972	10	2	-	-	20	
10.9.1973	30	-	-	-	0	

3.1.2. Verlauf der Fortpflanzungsaktivität unter Laborbedingungen in einer an Göttinger Verhältnisse angepaßten Photoperiode bei 25 - 30°C

3.1.2.1. Das Gewicht der Ovarien

Bei Reptilien bietet neben der histologischen Untersuchung das Gewicht der Ovarien einen geeigneten Parameter zur Bestimmung der Fortpflanzungsaktivität. Das Ovar der Krötenechse *Phrynosoma solare* wächst von 50 mm^3 während der Winterruhe auf 100 mm^3 Anfang Juni und erreicht Mitte Juli 3600 mm^3 (Blount 1929). Die Ovarien des Dornschwanzes *Uromastix* erfahren eine Gewichtssteigerung um das 26-fache, von 0,001 % des Körpergewichts im August auf 0,026 % im Mai (Kehl et al. 1942). Beim Rotkehlleguan *Anolis carolinensis*, treten während des Jahres Schwankungen der Ovariengewichte von 0,6 mg in der Ruhephase bis 50 mg in der Aktivitätsphase auf (Dessauer 1955). Noch größer sind die Unterschiede bei der amerikanischen Nachteidechse *Xantusia vigilis*, von durchschnittlich 1,3 mg im November steigen die Ovariengewichte auf 100 bis 300 mg im Juni (Miller 1948).

Die Ovariengewichte von *Lacerta sicula campestris* schwanken ebenfalls jahresperiodisch (Abb. 7): Während der winterlichen Ruhezeit (Okt. - Febr.) liegen die Mittelwerte einheitlich bei ca. 20 mg. Nach beendeter Winterruhe beginnen die Ovarien zu wachsen, ihre Gewichtswerte erreichen Mitte März 36 mg, Anfang April 79 mg und Ende April hat sich ihr Gewicht mit 200 mg gegenüber den Winterwerten bereits verzehnfacht. Ovulation und Eiablage erfolgt bei einigen Tieren schon im April (leere Kreise in Abb. 7); dadurch sinken die Gewichtswerte dieser Tiere auf Winterniveau zurück, falls sich nicht unmittelbar ein weiterer Eireifungszyklus anschließt. Der Schwankungsbereich der Ovariengewichte im Winter von 24 mg vergrößert sich in den Sommermonaten auf 700 mg. Bis Ende Juni liegen

die mittleren Ovariengewichte über 100 mg, da stets ein Teil der Weibchen mit vitellogenetischen Follikeln angetroffen wird. Im August fällt die Gewichtskurve auf 58 mg ab und erreicht mit 13,5 mg im September ihren tiefsten Wert im Jahresdurchschnitt.

3.1.2.2. Der Durchmesser des größten Follikels

Das Wachsen der Follikel erfolgt bei Lacerta sicula campestris, wie bei vielen anderen Eidechsenarten, in zwei Phasen, einer langsamen, die sich über das ganze Jahr erstreckt und die alle Follikel betrifft, und einer sehr raschen, die im Frühjahr und Sommer von nur wenigen Follikeln durchlaufen wird. Die Gewichtszunahme der Ovarien beruht in erster Linie auf intrazellulärer Einlagerungen von Dotter in die Eizellen dieser zur Ovulation vorgesehenen Follikel.

Die Veränderungen im Durchmesser des größten Follikels sind für einen Jahresverlauf dargestellt in Abb. 9 : Von Oktober bis März steigt die Kurve nur sehr geringfügig, von 1,25 auf 1,5 mm, an. Mit dem Einsetzen der Vitellogenese im April erfolgt ein steiler Anstieg auf 3,9 mm. Da im Sommer die Vitellogenesezyklen der einzelnen Tiere zeitlich auseinanderlaufen, streuen die Werte stark. Die Kurve fällt im August wieder auf 1,95 mm ab. Im September zeigt ein Wert von 1,4 mm an, daß die diesjährige Fortpflanzungsperiode beendet ist.

Die Follikeldurchmesserkurve verläuft parallel zur Ovariengewichtskurve.

3.1.2.3. Die Höhe der Drüsenschicht im Ovidukt

Jahreszyklische Veränderungen im Ovidukt von Reptilien beschrieben histologisch Giersberg (1922), Regamey (1935), Jacobi (1936) und in jüngerer Zeit Botte (1973) bei Lacerta sicula sicula. Nach diesen Autoren können im Ovidukt von cranial nach caudal vier Abschnitte unterschieden werden: Infundibulum, Tuba, Uterus und Vagina. Die mittlere Region, der Uterus, ist mit tubulären Drüsen ausgestattet, die jahresperiodisch unterschiedliche Aktivitätszustände aufweisen. Bei der Zauneidechse, Lacerta agilis, berichtet Regamey (1935) Schwankungen in der Höhe der Drüsenschicht von 35 bis 40 µm im September auf 70 bis 120 µm im Mai.

Ähnliche jahreszeitliche Unterschiede ergaben sich für Lacerta sicula campestris (Abb. 8): Die Drüsenschicht erreicht in den Monaten April bis Juni eine durchschnittliche Höhe von 71 µm; im August fällt sie auf 36,5 µm ab und bleibt bis zum Wiederanstieg im April auf einem niedrigen Niveau zwischen 35 bis 45 um.

Die Kurve der Drüsenschichtwerte verläuft parallel der Follikeldurchmesser- und Ovariengewichtskurve.

3.1.2.4. Das Keimepithel

Den Prozeß der Oogenese untersuchten bei Reptilien im Detail: Boyd (1940) bei dem neuseeländischen Gecko Hoplodactylus maculatus, Hubert (1969) bei Lacerta- und Schlangenarten und Loyez (1906) bei Vertretern verschiedener Gattungen. Im Ovar von Lacerta sicula campestris sind zwei Keimepithelien vorhanden, die sich beiderseits des dorsalen Mesenteriums von cranial nach caudal über ein engumgrenztes Areal an der Oberfläche des Ovars erstrecken.

Das Keimepithel enthält Oogonien, nackte Oozyten und Primordialfollikel in unterschiedlichen Entwicklungsstadien (Abb. 5). Anders als beim Säuger teilen sich die Oogonien bei adulten Tieren weiterhin mitotisch. Es gehen primäre Oozyten hervor, die sich später mit einer einschichtigen Lage von Follikelzellen umgeben und als Primordialfollikeln durch das Stroma ins innere des Ovars wandern. Die primären Oozyten treten nach einer Ruhephase in die meiotische Prophase ein und durchlaufen das Leptotän, Pachytän und frühe Diplotän nur langsam mit sehr geringer Größenzunahme. Im Diplotän kommen die meiotischen Vorgänge im Kern für lange Zeit zum Stillstand etwa bis zum Zeitpunkt der Ovulation.

Während dieser meiotischen Ruhephase findet das Hauptwachstum der Oozyten statt, zunächst langsam bis zu einem Durchmesser von 2,0 bis 2,5 mm (Praevitellogenese) und dann bei den 1-4 großten jedes Ovars unter verstärktem hormonellem Einfluß sehr rapide bis zu einem Durchmesser von 7-8 mm (Vitellogenese). Während dieser vitellogenetischen Phase nehmen die Diplotän-Chromosomen eine für telolezithale Eier produzierende Tiere typische Lampenbürstenkonfiguration an.

Über die Zuordnung der Vorgänge im Keimepithel zu bestimmten Jahreszeiten liegen bisher nur wenige Untersuchungen vor. Bei der Zauneidechse, *Lacerta agilis*, sind nach Regamey (1935) die verschiedenen Stadien der Oogenese zu allen Jahreszeiten vorhanden. Die gleiche Beobachtung machte bereits Loyez (1906) bei mehreren Reptilien-Arten. Dagegen stellte Altland (1951) bei *Terrapene carolina*, einer amerikanischen Schildkrötenart, fest, daß Mitosen der Oogonien besonders zahlreich im Juli und August vorkommen. Bei Sceloporus jarrovi (Iguanidae) beginnen Oozytenproliferationen Anfang Juli und dauern 6-8 Wochen. Sie

gehen damit der im September einsetzenden Vitellogenese zeitlich unmittelbar voran (Goldberg 1970).

Für die Verhältnisse bei Lacerta sicula campestris kann qualitativ gesagt werden, daß unterschiedliche Oozytenstadien zu allen Jahreszeiten anzutreffen sind. Oogonienteilungsstadien konnten nicht gefunden werden. Ob quantitative Unterschiede in der Anzahl der nachgelieferten Oozyten bestehen, müßte in einer speziellen Untersuchung geklärt werden.

Jahreszyklische Veränderungen im Keimepithel ließen sich somit nicht nachweisen.

Ein Vergleich der im Labor unter Naturtagbedingungen gehaltenen Tiere mit denjenigen aus natürlicher Umgebung zeigt insgesamt weitgehende Übereinstimmung in der Dauer der Fortpflanzungsvorgänge und führt wahrscheinlich auch zu früherer Regression des Fortpflanzungssystems.

3.2. Untersuchungen zum Problem der Refraktärperiode

3.2.1. Vorverlegung der Fortpflanzungsaktivität in den Winter

Der Fortpflanzungsphase der weiblichen Ruineneidechse folgt unter natürlichen Verhältnissen eine lange Periode sexueller Inaktivität, die vom Hochsommer bis zum nächsten Frühjahr reicht. Ob während dieser Inaktivitätsperiode die Fortpflanzungsfähigkeit völlig unterdrückt ist, oder ob diese nur mangels adäquat stimulierender Umgebungsreize vorübergehend ruht, sollte zunächst geprüft werden.

Dazu wurden am 15.10.(Gr.I), 15.11. (Gr.II), 15.12.(Gr.III) 15.1.(Gr.IV) und 15.2. (Gr.V) jeweils 10 Weibchen aus den Winterquartieren (DD/5-6°C) in einen Hell-Dunkel-Wechsel von 14:10 Stunden bei 30°C überführt. Vier Wochen später wurde bei 5 Tieren jeder Versuchsgruppe der Fortpflanzungszustand durch Autopsie festgestellt (Abb. 10). Zu den verschiedenen Zeitpunkten zeigte sich nur in der Gruppe IVa bei einem Weibchen eine deutliche positive Reaktion (Stadium III). Während die Ovariengewichte (Abb.10) im Mittel 23,6 mg erreichen und sich von denen der Naturtagtiere nicht unterscheiden, steigt das Ovariengewicht des stimulierten Tieres auf 227,2 mg an. Ein ähnliches Verhältnis ergibt sich für die Follikeldurchmesserwerte (Abb. 11), dem Maximalwert des einen Tieres von 3,7 mm stehen solche der übrigen Tiere von 1,5 mm gegenüber. Im histologischen Schnitt des Ovidukts fällt bei der Gruppe IVa auf, daß neben dem erwähnten Tier drei weitere deutlich erhöhte Werte in der Drüsenschicht (Abb. 11) und sekretorische Aktivität in den Zellen aufweisen. Das deutet darauf hin, daß die Östrogenbildung der vitellogenetischen Wachstumsphase der Follikel vorangeht, wie das nach Callard et al. (1972) für die Vitellogenese auch zu fordern ist.

Nach acht Wochen wurde der Aktivitätszustand der unter Versuchsbedingungen verbliebenen Weibchen untersucht. In allen Gruppen finden sich nur sexuell inaktive Weibchen (Abb. 12). Die Mittelwerte der Ovariengewichte, die des größten Follikeldurchmessers, und der Drüsenschicht im Ovidukt erreichen 21 mg, 1,3 mm und 44 µm (Abb.12) und liegen damit ebenfalls auf dem Niveau der Vergleichstiere aus dem Naturtag. Bei einem Tier der Gruppe IVb ist wiederum der Wert der Drüsenschicht mit 75 µm deutlich erhöht.

In diesem Experiment war es damit nicht möglich - von einer Ausnahme abgesehen-, verfrühte Fortpflanzungsaktivität im Winter hervorzurufen, gleich ob die Einwirkungszeit von Photoperiode und Temperatur vier oder acht Wochen betrug. Grundsätzlich sind zwei Erklärungen möglich:

1. Die Ruineneidechsenweibchen haben Mitte Februar ihre Fähigkeit auf stimulierende Außenreize zu reagieren, noch nicht wiedererlangt, sie befinden sich in der Refraktärphase.
2. Die verwendeten Stimulierungsbedingungen haben nicht die ihnen zugesprochenen stimulierenden Eigenschaften.

So lag der Verdacht nahe, daß, wie in entsprechenden Versuchen bei Vögeln, (z.B. Burger 1942) die Abwesenheit des Geschlechtspartners sich negativ ausgewirkt haben könnte. Um diesen Punkt zu klären, wurde noch während des Auslaufens der beschriebenen Versuchsreihe ein Parallelversuch unternommen, in dem den Weibchengruppen Männchen beigefügt waren. Jeweils zehn weibliche Eidechsen, die den gleichen Winterruhebedingungen wie die Tiere der Gruppen IV und V entstammten, erhielten zusammen mit jeweils acht Männchen ab 15.1. (Gr. IV_1) und ab 15.2. (Gr. V_1) einen LD 14:10 bei 30°C. Das Ergebnis unterscheidet sich bei der Gruppe IV_1 nicht von dem der Gr. IV ohne Männchen. In beiden Fällen begann ein Weibchen im Februar mit der Vitellogenese, während die anderen Tiere nach vier und acht Wochen noch inaktiv und dem Stadium I zuzuordnen sind (Abb. 13). Die histologische Untersuchung der Hoden der beigegebenen Männchen ergab jedoch, daß diese wider Erwarten nicht aktiviert waren und keine Spermien enthielten. Inaktive Männchen üben demnach keinen fördernden Einfluß auf das Einsetzen der Fortpflanzungsaktivität beim Weibchen aus.

Von den zehn Weibchen der Gr. V_1 mit Männchen, die bis Mitte Februar unter Winterruhebedingungen lebten, zeigte dagegen der überwiegende Teil im Unterschied zur Vergleichsgruppe V ohne Männchen eine positive Reaktion (Abb. 13). Nach vier Wochen, am 15.3. (Gr. Va_1), hatten zwei Weibchen Eier abgelegt, eins hatte Eier in den Ovidukten und bei einem weiteren zeigte ein Ovariengewicht von 367,1 mg, daß die Ovulation der reifen Follikel kurz bevor steht (Abb.13). Nach acht Wochen, am 15.4. (Gr. Vb_1), hatten zwei Weibchen je ein Gelege hervorgebracht, und ein weiteres hatte mehrere Eier legebereit in den Oviduкten (Abb. 13). Von den beigefügten acht Männchen wiesen nach vier Wochen drei und nach acht Wochen eins spermiogenetische Aktivität auf. Demnach scheint es hier, daß sexuell stimulierte Männchen an der Förderung des Beginns der Fortpflanzungsaktivität der Weibchen beteiligt sind.

Bisher ergibt sich somit bei dem Versuch die Fortpflanzungsaktivität von Ruineneidechsenweibchen in den Winter vorzuverlegen folgendes Bild:

1. Von Mitte Oktober bis Mitte Januar spricht das Fortpflanzungssystem in keinem Fall auf lange Photoperioden und hohe Temperatur wieder an. Die Tiere finden sich noch in der Refraktärperiode.
2. Bis 15. Februar reagierten zwei von vierzehn Tieren positiv, davon das eine in einer reinen Weibchengruppe.
3. Bei den Tieren der Gruppen vom 15.3. und 15.4. erwiesen sich Weibchen nur dann reproduktiv, wenn sie zusammen mit aktivierten Männchen gehalten wurden.

3.2.2. Wiederholung des Experimentes in 3.2.1. unter veränderten Haltungsbedingungen

In der vorangegangenen Versuchsreihe war eine Vorverlegung der Gonadenaktivität bei Tieren beiderlei Geschlechts gegenüber solchen aus dem Naturtag nur um ein bis zwei Monate möglich. Da Fischer (1968b) jedoch unter gleichen Versuchsbedingungen eine Vorverlegung der spermiohistogenetischen Aktivität bei männlichen Ruineneidechsen um drei bis vier Monate erhält, bedurften die Ergebnisse einer Überprüfung.

Wiederum wurden am 15.10. (Gr.I_2), 15.11. (Gr.II_2), 15.12. (Gr. III_2), sowie am 15.1. (Gr. IV_2) je zehn Weibchen aus ihren Winterquartieren in einen LD 14:10 überführt. Die Temperaturen betrugen diesmal während der Winterruhe $10 \pm 1^{\circ}C$ und im anschließenden Wechsel $25 \pm 2^{\circ}C$. Jeder Gruppe waren zwei Männchen beigefügt. Nach vier- und achtwöchiger Versuchsdauer wurden je fünf Tiere autopsiert.

Das Ergebnis fiel anders als im Vorjahr aus. Während die Weibchen der Gruppen Ia_2, IIa_2 und $IIIa_2$ nach vier Wochen auch diesmal sexuell inaktiv blieben, erreichten alle Tiere der Gruppe IVa_2 bis zum 15.2. ein voll reproduktives Stadium (Abb. 14). Ein erstes Weibchen dieser Gruppe legte bereits drei Wochen nach dem Einsetzen in die Versuchsbedingungen am 5.2. Eier ab; die anderen folgten in kurzen Abständen. Bei den Tieren der Gruppen Ia_2 bis $IIIa_2$ erreichen die Ovariengewichte im Mittel 29,6 mg (Abb.14) Von den beigegebenen Männchen zeigte je eins in der Gruppe $IIIa_2$ und IVa_2 spermiogenetische Aktivität.

Aufschlußreich ist die Reaktion der Weibchen auf achtwöchige Stimulierungsdauer. Gegenüber den entsprechenden Gruppen vom

Vormonat mit nur vierwöchiger Stimulierungsdauer hat sich der Fortpflanzungszustand bei den Eidechsen der Gruppen Ib_2 und IIb_2 nicht geändert. Bei den Individuen der Gruppe $IIIb_2$ hat sich die Fortpflanzungssituation schlagartig verändert; alle Weibchen befinden sich in einem reproduktiven Stadium. Vier legten in der Zeit vom 30.1. bis 13.2. Eier ab, beim fünften zeigten sich am 15.2. große vitellogenetische Follikel in den Ovarien(Abb. 15).

Bei einer Winterruhe bis zum 15.12. kann also das Einsetzen reproduktiver Aktivität durch Verlängerung der Einwirkungsdauer stimulierender Reize um zwei bis drei Wochen stark gefördert werden. Bei den Tieren der Gruppe IV_2, deren Winterruhe bis zum 15.1. dauerte, stellte sich bereits nach vier Wochen volle Reproduktivität ein (Gr. IVa_2); nach 10 Tagen kamen auch die restlichen fünf Tiere zur Eiablage (Gr. IVb_2). Von den beigefügten Männchen hatte je eins in den Gruppen IIb_2 und IVb_2 Spermien in den Tubuli seminales.

Als Ergebnis dieses Experimentes kann festgehalten werden:

1. Das Fortpflanzungssystem weiblicher Ruineneidechsen verhält sich im Herbst und Winter wiederum refraktär gegen lange Photoperioden und hohe Temperatur.
2. Am 15.1. sprechen diesmal alle Weibchen innerhalb von vier Wochen auf die Stimulierungsbedingungen an.
3. Bei verlängerter Stimulierungsdauer um zwei bis drei Wochen kamen auch Weibchen zur Reproduktion, die nur bis zum 15.12. unter Winterruhebedingungen gelebt hatten.
4. Kurz nach Beendigung der Refraktärperiode bedarf es eines längeren Aufenthaltes von sechs bis acht Wochen unter Stimulierungsbedingungen, um eine Gonadenreaktion auszulösen. Vier Wochen später ist hierfür nur ein zwei- bis vierwöchiger Aufenthalt unter fördernden Bedingungen erforderlich.

3.2.3. Dauer der Refraktärperiode

Im vorangegangenen Kapitel wurde gezeigt, daß das Fortpflanzungssystem weiblicher Ruineneidechsen nach der Regression der Gonaden im Hochsommer sich im Herbst refraktär gegen die zu anderer Zeit stimulierenden Bedingungen, Langtag und hohe Temperatur, verhält, und daß es seine volle Reaktionsbereitschaft erst im Januar wieder erlangt. Positiv reagierende Weibchen hatten in diesen Versuchen für mindestens zwei Monate ab Anfang Oktober bei Dauerdunkel und niedriger Temperatur gelebt. Es stellte sich nun die Frage, ob der refraktäre Zustand des Hypothalamus-Hypophysen-Gonaden-Systems (HHG-System) unter anderen experimentellen Bedingungen beschleunigt beendet werden könnte, so wie es bei Vögeln z.B. durch Kurztag möglich ist und bei männlichen Ruineneidechsen Fischer (1968b, 1970b) durch verschiedene Kombinationen von Photoperiode und Temperatur gelang, oder ob die Refraktärperiode in ihrer Zeitdauer starr festgelegt ist und weitgehend unabhängig von äußeren Gegebenheiten abläuft.

Zur Untersuchung dieser Frage wurden 30 weibliche Tiere, die seit dem 20. August in einer an Göttinger Verhältnisse angepaßten Photoperiode lebten, am 6.9. in die im folgenden aufgeführten Licht- und Temperaturbedingungen gebracht:

Versuchsgruppe	Photoperiode / Temperatur Vorbehandlung 6.9. - 16.10.	 Stimulierung a) 16.10. - 15.11. b) 16.10. - 15.12.
A a, b	LD 6:18/25-28°C	LD 14:10/25-28°C
B a, b	DD/9-11°C	LD 14:10/25-28°C
C a, b	LD 14:10/9-11°C	LD 14:10/25-28°C

Am 15.11 und 15.12. wurden jeweils fünf Weibchen pro Versuchsgruppe getötet und der Fortpflanzungszustand untersucht. Das Ergebnis ist dargestellt in Abb. 16 . In allen drei Gruppen waren weder nach vier- noch nach achtwöchigem Aufenthalt im Langtag bei 25-28°C reife, dotterhaltige Follikel in den Ovarien entwickelt. Lediglich weit fortgeschrittene praevitellogenetische Follikel konnten in einigen Fällen gefunden werden. Im histologischen Präparat sind in fast allen Ovarien atretische Follikel zu finden. Die größten Follikel erreichen Durchmesserwerte von 1,6 mm, durchschnittlich liegen sie bei 1,4 mm. Die Ovariengewichte sind gegenüber denen der Vergleichstiere aus dem Naturtag (s. Abb. 7) um durchschnittlich 50 bis 100 % erhöht: In der Gruppe A werden Mittelwerte von 42,8 mg am 15.11. und 38,6 mg am 15.12. erreicht, die entsprechenden Werte in den Gruppen B und C liegen bei 30 mg. Die Gewichtszunahme der Ovarien dürfte einem beschleunigten, langsamen Wachsen kleiner und mittlerer Follikel in der Refraktärperiode bei 25 bis 28°C zuzuschreiben und nicht auf die unterschiedliche Vorbehandlung zurückzuführen sein. Mit dieser Deutung steht im Einklang, daß bei den Tieren der Gruppe C, die die gesamte Versuchsdauer bei 25 bis 28°C verbrachten, der größte Zuwachs zu beobachten ist. Die Drüsenschichtwerte liegen bei allen Gruppen dicht beieinander und entsprechen einem inaktiven Zustand des Ovars.

Ein Jahr später wird dieser Versuch mit einer Vorbehandlungstemperatur von 5 - 6 °C wiederholt. Wie aus Tabelle (S. 30) ersichtlich, zeigten auch diesmal alle drei Gruppen keine positive Antwort.

Tabelle 2: Reaktionen des Fortpflanzungssystems auf verschiedener Photoperiode / Temperaturbehandlung in der Refraktärperiode

Gruppe	n	Photoperiode/Temperatur		Ovariengewichte (mg)	reproduktive OO
		Vorbehandlung 1.9.-15.10.	Stimulierung 15.10.-15.12.	X	Anzahl
A'	3	LD 6:18/5-6°C	LD 14:10/30-32°C	13,3	0
B'	3	DD / 5-6°C	LD 14:10/30-32°C	17,7	0
C'	5	LD 14:10/5-6°C	LD 14:10/30-32°C	22,2	0

Die Ovariengewichte liegen im Gegenteil durchschnittlich 30 % niedriger als im Vorjahr. Die höhere Temperatur während der Stimulierungsphase scheint hier einen depressiven Effekt auf das Follikelwachstum auszuüben. Atretische Follikel sind wiederum zahlreich zu finden.

Somit konnte auch durch eine Temperatur von 5 bis 6°C kombiniert mit unterschiedlichen Photoperioden keine vorzeitige Reaktivierung des HHG-Systems im September/Oktober erzielt werden. Das Ausbleiben der vitellogenetischen Aktivität unter diesen Stimulierungsbedingungen könnte möglicherweise auf die hohe Temperatur von 30 bis 32°C zurückgeführt werden.

Im folgenden sollte geprüft werden, ob Zeitpunkt oder Zeitdauer des Einflusses von niedriger Temperatur und Kurztag für die Reaktivierung des Fortpflanzungssystems wichtiger sind. Bei primärer Bedeutung der Zeitdauer müßte das Fortpflanzungssystem bereits im Oktober wieder stimulierbar sein, wenn mit der Kältebehandlung im Juli begonnen wird; denn 3 Monate niedriger Temperatur reichten im Spätherbst/Anfang Winter für eine vollständige Reaktivierung aus (S. 26). Zur Klärung dieses Problems wurde mit 28 weiblichen Ruineneidechsen wie folgt verfahren:

Gruppe	n	Vorbehandlung	Stimulierung Photoperiode/ Temperatur	Laparotomie n. 35 Tagen	Autopsie n. 75 Tagen
RS 18	7	LD 8:16/ 12°C 30.6.- 30.9.	LD 18:6/25°C	4.11.	15.12.
RS 8	7		LD 8:16/25°C	4.11.	15.12.
RO 18	7	LD 8:16/ 12°C 30.6.- 30.10.	LD 18:6/25°C	4.12.	9.1.
RO 8			LD 8:16/25°C	4.12.	9.1.

Das Ergebnis ist zusammengefaßt in Abb.17 dargestellt. Dem Diagramm kann entnommen werden, daß vitellogenetische Aktivität (Stadium III) in keiner der verschieden behandelten Gruppen auftritt. Praevitellogenetische Follikel im Stadium II finden sich bei den Tieren der Gruppen mit 4-monatiger Vorbehandlungsdauer bei niedriger Temperatur und bei denjenigen Gruppen mit kürzerer Kältebehandlung, aber verlängerter Stimulierungsdauer bei mindestens der Hälfte der Individuen. Die größten Follikel (2,4 und 2,5 mm) verharren kurz vor der Schwelle zur Vitellogenese (Abb.17).

Im zweiten Untersuchungsintervall erlagen die Weibchen der Gruppe RO 8 leider sämtlich einer Hautkrankheit. Die Autopsieergebnisse aus den drei verbliebenen Gruppen zeigen bei den Ovarien eine beachtliche Gewichtszunahme. Die Durchschnittswerte liegen bei 33,8 mg, 37,8 mg und 46,7 mg, während Vergleichstiere aus den Winterruhebedingungen zu dieser Zeit durchschnittlich 21 mg aufweisen.

Die Oviduktgewichte liegen bei allen drei Gruppen (RS 18, RS 8 und RO 18) zwischen 25 und 30 mg und damit relativ niedrig.

Ein Einfluß der verschiedenen Photoperioden auf das Versuchsergebnis kann nicht festgestellt werden.

Bei der weiblichen Ruineneidechse besteht, wie jetzt in mehreren Versuchsreihen nachgewiesen, im Spätsommer und Herbst, anders als bei den Männchen dieser Art, keine sensible Phase in der das Fortpflanzungssystem vorzeitig durch niedrige Temperatur und Kurztag reaktiviert werden kann. Selbst 4 Monate unter diesen Bedingungen reichen nicht aus, den refraktären Zustand zu beenden. Das Ergebnis dieses Versuches kann als weiterer Hinweis für eine stark endogen fixierte Refraktärperiode gewertet werden. Möglicherweise wird aber das Fortpflanzungssystem erst nach einer bestimmten Zeitdauer "absoluter Refraktivität" der reaktivierenden Wirkung exogener Faktoren wieder zugänglich.

3.2.4. Einfluß sexuell stimulierter Männchen auf die Gonadenentwicklung der Weibchen während der Refraktärperiode

Zu 15 Weibchen (Gr. Sw), die seit dem 15.7. im Langtag (LD 16:8) bei hoher Temperatur (30°C) lebten, wurden am 3.11. zehn und am 8.12. fünf weitere nach der Methode von Fischer (1968b) stimulierte männliche Lacerta sic. camp. gegeben. Der Versuch dauerte bis 25.2. und wurde danach unter anderer Fragestellung (s.S. 58) fortgesetzt. Bei einer zusätzlichen Gruppe von 5 Weibchen (Gr.Sk) war in den Langtag bei hoher Temperatur vom 15.9. bis 3.11. eine Phase niedriger Temperatur (5-6°C) bei Dauerdunkel eingeschoben. Auch diese Gruppe erhielt stimulierte Männchen beigefügt. Daneben wurde eine Kon-

trollgruppe (Skw) von 5 Weibchen ohne Männchen bei 30°C im LD 16:8 gehalten. Die Versuchsbedingungen sind in Tabelle 3 (S. 60) dargestellt.

Der Fortpflanzungszustand der Männchen wurde durch halbseitige Kastration und histologische Untersuchung der Hoden bei je 5 Tieren im Dezember, Januar und Februar kontrolliert. Zu diesen Terminen wiesen mindestens 3 von 5 Tieren Spermien in den Tubuli seminales auf.

Der Fortpflanzungszustand der Weibchen wurde durch wiederholte Laparotomie überprüft. Das Ergebnis der letzten Untersuchung ist in Tabelle 3(S.60) wiedergegeben. In allen drei Versuchsgruppen wurde das Stadium III (Vitellogenese) nicht erreicht. Sexuell aktive Männchen vermögen demnach nicht, weibliche Tiere in der Refraktärzeit zur Fortpflanzung anzuregen.

3.2.5. FSH-Applikation während der Refraktärzeit

Es galt zu prüfen, ob der Block im Fortpflanzungssystem, der während der Refraktärperiode besteht, in den Fortpflanzungsorganen selbst oder in höheren Zentren lokalisiert ist. Dazu erhielten zwei Gruppen zu fünf Weibchen in der ersten Septemberhälfte exogenes FSH an aufeinanderfolgenden Tagen intraperitoneal injiziert. Für die eine Gruppe betrug die Dosis 0,5IE FSH pro Injektion, für die andere 1IE.

Nach 7 Tagen war, wie durch Laparotomie ermittelt wurde, die Vitellogenese bei allen 10 Tieren in vollem Gange und die Ovidukte hypertrophierten. Tabelle 4 (S. 35) gibt den Durchmesser des größten Follikels des linken Ovars am 3.9., zu Versuchsbeginn, und am 10.9. einen Tag nach der vierten Injektion wieder. In dieser Zeit stieg der mittlere Durchmesser von 2,1 mm auf

4,6 mm bzw. auf 4,7 mm bei der doppelten FSH-Dosis.

Tabelle 4: Wirkung von FSH während der Refraktärperiode

0,5 IE FSH	Follikel-Ø mm Tier Nr.				
	1	2	3	4	5
3.9.	2,1	2,2	2,2	2,1	2,0
10.9.	5,3	5,3	5,3	2,7	4,5
1 IE FSH	Follikel-Ø mm Tier Nr.				
	6	7	8	9	10
3.9.	2,2	2,1	2,0	2,0	2,1
10.9.	4,4	4,0	5,2	5,0	5,0

Das Versuchsergebnis weist nach, daß die Fortpflanzungsorgane selbst nicht refraktär reagieren. Das bedeutet, daß das Ausbleiben einer positiven Antwort in Stimulierungsexperimenten während der Refraktärperiode auf einer Blockade der Reaktionsabläufe in übergeordneten Zentren beruhen muß. Dadurch wird eine Ausschüttung gonadotroper Hormone unterbunden.

Zusammenfassung: Die Experimente zur vorzeitigen Beendigung der Refraktärperiode zeigen, daß es trotz Anwendung unterschiedlichster Photoperiode- und Temperaturkombinationen und Anwesenheit sexuell stimulierter Männchen nicht gelingt, die Regenerationsvorgänge im HHG-System soweit zu beeinflussen, daß der Prozeß der Vitellogenese wieder einsetzen kann. Die Refraktärperiode dauert von Juli/August bis Dezember/Januar. Sie erscheint endogen festgelegt. Der Sitz der Refraktivität befindet

sich nicht in den Ovarien und Ovidukten, sondern ist im ZNS zu suchen.

3.2.6. Langzeiteinwirkung verschiedener Photoperioden bei hoher Temperatur von der Refraktärperiode an

3.2.6.1. LD 14:10/30°C

Ab 15.10. erhielten 55 weibliche Lacerta sicula campestris einen LD 14:10 bei einer Temperatur von 30°C. Bei jeweils fünf Tieren wurde jeden Monat bis zum 15. August des nächsten Jahres der Fortpflanzungszustand mittels Autopsie untersucht.

Aus dem Diagramm in Abb. 19 ist ersichtlich, daß die Vitellogenese im gesamten Versuchszeitraum bei den weitaus meisten Tieren unterdrückt wird. Nur zwei Weibchen brachten je ein Gelege im März und April hervor. Gesteigerte Aktivität der Fortpflanzungsorgane findet sich außerdem bei je einem Tier im Mai und Juni.

Die Ovariengewichte (Abb. 19) zeigen im Mittel vom Herbst zum Sommer hin eine leicht ansteigende Tendenz. Follikeldurchmesser und Drüsenschichthöhe lassen einen solchen Anstieg nur schwer erkennen (Abb. 19). Bezieht man die Werte der zwei reproduktiven Tiere im Mai und Juni nicht mit ein, so bewegen sich der Durchmesser des größten Follikels zwischen 1,1 und 1,7 mm und die Drüsenschichthöhe zwischen 30 und 60 µm. Auffällig ist bei einem Tier im April der stark erhöhte Drüsenschichtwert, verbunden mit sekretorischer Aktivität der tubulären Drüsenzellen, während auf Gonadenniveau noch keine gesteigerte Aktivität wahrnehmbar ist.

Im histologischen Bild des Ovars zeigen sich von November bis März bei 24 von 25 Weibchen atretische Follikel. Von April bis Juni, in der natürlichen Fortpflanzungszeit, kommen atretische Follikel nur bei der Hälfte der untersuchten Tiere vor. Im Juli und August finden sie sich wieder bei acht von neun Tieren. Drei Männchen, die unbeabsichtigt in die Versuchsgruppe geraten waren, wurden im März, Mai und Juni getötet. Spermiogenetische Aktivität wiesen nur die Männchen vom Mai und Juni auf.

Diese Versuchsreihe zeigt, daß bei Weibchen, die bereits im Oktober in Langtag und hohe Temperatur gesetzt werden, die Reproduktionsvorgänge dadurch bis zum Ende der natürlichen Fortpflanzungszeit gehemmt werden können.

Einigen Weibchen gelang es aber aus endogenem Antrieb, diese Hemmung zu durchbrechen und zur Fortpflanzung zu gelangen. Bei einigen anderen könnte der Rückgang der Anzahl atretischer Follikel parallel zur natürlichen Fortpflanzungszeit einen Hinweis darauf geben, daß ein geringer endogener Anstieg des zirkulierenden Gonadotropins erfolgte.
Die endogene Komponente scheint also bei Weibchen wesentlich schwächer als bei den Männchen ausgeprägt zu sein, bei denen Fischer (1970a, Fischer und Ewald 1972) in einer derartigen Versuchsreihe bei 47 % der bis Juli untersuchten spermiohistogenetische Aktivität fand.

3.2.6.2. LD 8:16/30°C

Eine Gruppe von sieben Weibchen wurde vom 16.10. an in einem LD 8:16 Std. bei 30°C gehalten und ihr Fortpflanzungszustand alle vier bis sechs Wochen mittels Laparotomie kontrolliert (Tab. 5 S.39). Erst bei vier Tieren am 16.2. treten erste Anzeichen beginnender Fortpflanzungsaktivität auf. Am 21.3. finden sich bei zwei Tieren Follikel im Stadium der Vitellogenese mit einem Durchmesser von 4,1 bzw. 3,3 mm. Einen Monat später, am 20.4. wurden bei zwei Tieren Eier im Ovidukt festgestellt; bei drei weiteren hatte die Vitellogenese eingesetzt; die restlichen beiden Tiere befanden sich in Stadium II. In der Zeit bis zur nächsten Untersuchung am 30.5. legten vier der Weibchen Eier ab, bei Tier 5 degenerierten die Dotterfollikel wieder, bei Tier 9 setzt die Vitellogenese jetzt erst ein. Im weiteren Verlauf der Untersuchung zeigte sich, daß auch noch Tier 1 Ende Juli das Stadium der Vitellogenese erreicht; ebenso wie bei Tier 5 und 9 kommt es jedoch nicht zur Ovulation, da die vitellogenetischen Follikel atretisch werden. Ein zweiter Vitellogenesezyklus deutet sich bei Tier 8 und 3 an (Ende Mai), aber auch hier bildeten sich die Dotterfollikel wieder zurück. Ende August und Ende September sind die Ovarien und Ovidukte aller Tiere regrediert.

Gegenüber dem Langtag im vorherigen Versuch wirkt Kurztag bei gleichhoher Temperatur weit weniger hemmend. Während im Kurztag bei allen 7 Versuchstieren die Vitellogenese einsetzte und 4 Tiere sogar zur Eiablage kamen, wurde im Langtag nur ein geringer Prozentsatz der Weibchen reproduktiv. Unter Kurztagbedingungen kann sich demnach eine endogene Komponente besser durchsetzen als im Langtag.

Tabelle 5 Veränderungen im Fortpflanzungszustand bei einem konstanten LD 8:16 und 30 °C

Tier-Nr.	Datum der Laparotomie									
	16.10.	20.12.	16.2.	21.3.	20.4.	30.5.	25.6.	25.7.	28.8.	20.9.
1	I	I	I	II	II	II	II	III	I	I
3	I	I	II	II	III	V,III	II	I	I	I
5	I	I	I	III	III	II	II	I	I	I
6	I	I	II	II	III	V,II	I	-	-	-
7	I	I	II	I	IV	V,II	II	II	I	I
8	I	I	I	III	IV	V,III	-	-	-	-
9	I	I	I	I	II	III	III	II	I	I

3.2.6.3. Dauerlicht bei 25°C

Sieben Weibchen aus dem Naturtag wurden ab 15.10. bei Dauerlicht und 25°C gehalten. Die Temperatur war auf 25°C gesenkt, da in Fischers Versuchen mit männlichen Ruineneidechsen (Fischer und Ewald 1972), die Tiere der Streßwirkung von Dauerlicht bei 30°C bereits nach einigen Monaten erliegen. Das Ergebnis der in vier- bis sechswöchigen Abständen vom 2.11. bis 13.10. wiederholten Laparatomie ist in Tabelle 6 (S. 41) wiedergegeben. Im gesamten Versuchszeitraum lief bei nur einem Tier im März ein vollständiger Ovarialzyklus bis zur Eiablage ab. Von März bis Ende Mai konnte bei einem zweiten Weibchen vitellogenetische Aktivität im Ovar beobachtet werden. Die gebildeten Dotterfollikel wurden jedoch stets wieder atretisch bevor sie Ovulationsgröße erlangten. Der Durchmesser des größten Follikels schwankte bei den fünf Tieren, die Stadium III nicht erreichten, während der gesamten Versuchszeit nur zwischen 1,8 und 2,4 mm. Auch in diesem Versuch bestätigte sich die hemmende Wirkung des Langtags bei hoher Temperatur. Männliche Ruineneidechsen reagieren dagegen bei Dauerlicht und hoher Temperatur nicht mit Hemmung, sondern mit vorzeitiger Gonadenaktivität bereits im November (Fischer und Ewald 1972). Dieser Versuch zeigt außerdem, daß auch ein sehr starker Lichtreiz,die Refraktärperiode der ♀♀ im Herbst und Winter nicht zu durchbrechen vermag.

Tabelle 6 : Veränderungen im Fortpflanzungszustand bei Dauerlicht und 25°C

Tier-Nr.	Datum der Laparotomie											
	1.10.	2.11.	3.12.	16.1.	23.2.	28.3.	23.4.	30.5.	30.6.	2.8.	5.9.	13.10.
1	I	I	I	II	II	II	I	I	I	I	I	-
2	I	I	I	I	II	III	V,II	II	II	II	II	II
3	I	I	I	I	II	II	II	II	II	II	I	I
4	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
5	I	I	I	I	I	I	II	I	I	I	I	I
6	I	I	I	II	II	III	III	III	II	I	I	I
7	I	I	I	I	I	I	I	I	II	I	-	-

3.2.7. Beeinflussung des verfrühten Einsetzens der Fortpflanzungsaktivität durch verschiedene Temperaturvorbehandlung während der Refraktärperiode

Vom 15.10. bis 31.12. wurden je 80 Weibchen bei $12^{+}_{-}1^{\circ}C$ und $30^{+}_{-}2^{\circ}C$ in einem LD 8:16 gehalten. In beiden Bedingungen blieben die Eidechsen sexuell inaktiv (Stadium I und II), wie die Laparotomie von 16 Tieren pro Gruppe am 30.12. ergab.

Am 1.1. wurden beide Gruppen in gleicher Weise auf die vier verschiedenen Lichtzeiten LD 2:22, LD 8:16, LD 14:10 und LD 18:6 verteilt. Jeweils die Hälfte der Weibchen einer Gruppe wurde getrennt von den übrigen zusammen mit einigen Männchen gehalten. Die Temperatur war nunmehr für alle Gruppen auf $30^{+}_{-}2^{\circ}C$ eingestellt. Das Einsetzen der Fortpflanzungsaktivität und ihr weiterer Verlauf bis Ende April wurden durch 3 bis 4maliges Laparotomieren festgestellt (Tabelle 7, S. 43).

Der Fortpflanzungszustand Mitte Februar ist in Abb. 27 dargestellt: Es zeigt sich, daß die mit einer Temperatur von $12^{\circ}C$ vorbehandelten Tiere in durchschnittlich höherem Maße positiv reagierten (39,3 %), als die fortwährend bei $30^{\circ}C$ gehaltenen (13,3 %). Mit einer Differenz von 52,3 % unterscheiden sich am stärksten die Gruppen W 14 und K 14.

Zusätzlich scheint sich ein Einfluß der unterschiedlich langen Photoperioden geltend zu machen: Bei den 12°-Serien K und MK sind im LD 14:10 und LD 18:6 durchschnittlich 60 % der Weibchen (n=29) reproduktiv, im unverändert beibehaltenen LD 8:16 12 % (n=16) und in der auf einen LD 2:22 verkürzten Photoperiode aber 31,3 % (n=16).

Tabelle 7:

Unterschiedlicher Einfluß einer Vorbehandlung mit 12°C und 30°C in der Zeit vom 15.10. bis 31.12. auf die anschließende Antwortbereitschaft des HHG-Systems

Serie	Vorbehandlung	n	Untersuchungsdatum 15.2. stimulierte Weibchen %	Anz.	15.3. %	Anz.	25.4. %	Anz.
K	12°C	31	35,5	11	54,8	17	71,0	22
MK		30	43,3	13	53,3	16	86,7	26
$\bar{x}$		61	39,3	24	54,1	33	78,7	48
W	30°C	29	6,9	2	17,2	5	51,7	15
MW		31	19,4	6	29,0	9	38,7	12
$\bar{x}$		60	13,3	8	23,3	14	45	27

Die höchste Stimulationsrate von 75 % findet sich bei Gr. MK im LD 18:6, die geringste von 0 % bei Gr. K8 im LD 8:16

Bei den 30°-Gruppen W 2 - W 18 und MW 2 - MW 18 läßt sich ein unterschiedliches Wirken der Photoperioden nur schwach erkennen, da hier insgesamt erst sehr wenige Weibchen reagierten. Die Tendenz deutet jedoch auf die höhere Wirksamkeit längerer Photoperioden hin.

In Anwesenheit von Männchen erhöht sich der Prozentsatz der stimulierten Weibchen sowohl bei den 12°-Gruppen als auch bei den 30°-Gruppen um durchschnittlich 20 %. Dies gilt nicht für die Gruppen K 14 und MK 14, in denen die Anzahl der auswertbaren

Tiere zu unterschiedlich war. Vier Wochen später, am 15.3., machte sich sowohl bei den mit 12°C vorbehandelten als auch bei den von Anfang an bei 30°C gehaltenen Tieren eine steigende Tendenz bemerkbar(Abb. 28).

Nach weiteren sechs Wochen, am 25.4., ergibt sich folgender Stand der Fortpflanzungsgeschehnisse (Abb. 29):
Bei den während der Refraktärperiode kühl gehaltenen Weibchen erreichen nunmehr 78,7 % aller Tiere aus den verschiedenen Lichtzeiten ein reproduktives Stadium. Die Mehrzahl dieser Tiere hat ein Gelege gesetzt. Ein weiterer Ovarialzyklus hat bei einem Teil der Tiere begonnen und führte in einem Fall zur zweiten Eiablage.

Bei den Weibchen, die konstant hohe Temperaturen erfuhren, wurden insgesamt nur 45 % reproduktiv (Abb. 29). Sie verteilen sich etwa gleichmäßig auf die unterschiedlichen Photoperioden. Ein Vergleich der Gruppen W und MW zeigt in den verschiedenen Photoperiodebereichen keine wesentlichen Unterschiede. Auch in den Gruppen K und MK sind Unterschiede nicht eindeutig faßbar.

Als wichtigste Ergebnisse dieser Versuchsreihe ergeben sich:
1. Nach niedriger Temperaturvorbehandlung vom 15.10. bis 31.12. liegt im anschließenden Stimulierungsexperiment die Anzahl der fortpflanzungsfähigen Weibchen wesentlich höher als nach einem Aufenthalt in hoher Temperatur.
2. Das Erfahren niedriger Temperatur ist jedoch zumindest für einen Teil der Weibchen nicht die Voraussetzung dafür, daß ihr Fortpflanzungssystem wieder stimulierbar wird. Bei diesen Tieren könnte die Reaktivierung durch Kurztag oder eine endogene Komponente erfolgt sein.
3. Eine unterschiedlich stimulierende Wirkung durch verschieden

lange Photoperioden und die Anwesenheit von Männchen deutet sich nur zum ersten Untersuchungszeitpunkt im Februar an.

3.3. Progressionsphase

3.3.1. Einflüsse verschiedener Photoperioden bei konstant hoher Temperatur (25°C) zu verschiedenen Zeiten im Herbst und Winter

In diesem Experiment sollte die von Fischer (1968c) für männliche Ruineneidechsen aufgestellte Hypothese, daß einer bestimmten vom Herbst bis zum Frühjahr zunehmenden endogenen Reaktionslage, eine bestimmte, optimal stimulierende Photoperiode zugeordnet werden kann, mit einer abgestuften Serie von Photoperioden auf ihre Gültigkeit hin für Ruineneidechsenweibchen getestet werden.

Zu drei verschiedenen Zeitpunkten im Abstand von sechs Wochen wurden am 1.11. sechzig, am 15.12. sechzig und am 1.2. dreißig Ruineneidechsenweibchen aus ihren Winterquartieren (DD/5°C) geholt und in Gruppen zu je zehn bzw. fünf auf 6 unterschiedliche LD-Wechsel von 6:18, 8,5 : 15,5, 11:13, 13,5:10,5, 16:8 und 18,5 : 5,5 verteilt. Die Temperatur lag in allen Serien bei 25±2°C. Jeweils fünf und zehn Wochen später, am 4.12. (Serie PIa), am 19.1. (Serie PIIa), und am 9.3. (Serie PIIIa), sowie am 5.1. (Serie PIb) und am 20.2. (Serie PIIb) wurde der Fortpflanzungszustand bei je fünf Tieren pro Versuchsgruppe durch Autopsie ermittelt.

Als Ergebnis zeigt sich nach jeweils fünf Wochen mit fortschreitender Jahreszeit eine zunehmend stärkere Reaktion des Fortpflanzungssystems (Tabelle 8, S. 46). Die Unterschiede zwischen

den verschiedenen Lichtzeiten sind von weniger einheitlicher Tendenz.

Tabelle 8:

Zunahme der Reaktionsbereitschaft von Ruineneidechsen-Weibchen mit fortschreitender Jahreszeit

Serie	n	Winter-ruhe	Autopsie	Fortpflanzungs-stadium					% reproduktive ♀♀
				I	II	III	IV	V	
PIa	29	15.10.-1.11.	4.12.	28	1	-	-	-	0
PIb	30	15.10.-1.11.	5.1.	22	8	-	-	-	0
PIIa	29	15.10.-15.12.	19.1.	16	12	1	-	-	3,4
PIIb	30	15.10.-15.12.	20.2.	11	13	4	1	1	20
PIIIa	30	15.10.-1.2.	9.3.	4	8	11	4	3	60

Serie PIa (Tabelle 9, S.47):

Die mittleren Ovariengewichte bewegen sich in einem Bereich von 30 bis 43 mg. Sie liegen damit wie in früheren Versuchen zu dieser Jahreszeit 50 bis 100 % höher als bei Tieren aus dem Naturtag. Die größten Follikel erreichen mit durchschnittlich 2,0 bis 2,1 mm Durchmesser in allen Lichtzeiten nahezu gleiche Werte. Mit Mittelwerten von 16 bis 24 mg weisen die Oviduktgewichte ebenfalls Winterwerte auf. Dies spiegelt sich auch in den Drüsenschichtwerten wieder, die im Mittel bei 40 µm liegen.

Alle 29 Tiere dieser Serie sind mit Ausnahme eines Weibchens im LD 13:10, das Stadium II aufweist, dem Fortpflanzungsstadium I zuzuordnen.

Tabelle 9: Serie P I a

LD	Tier Nr.	Ovarien-gewicht mg	Ovidukt-gewicht mg	Foll-Ø mm	Drüsen-schicht µm	Fortpflanzungsstadium
18,5: 5,5	1	56,3	33,3	2,0	44,0	I
	2	15,8	9,1	1,9	31,7	I
	3	42,4	12,9	2,0	33,3	I
	4	54,0	33,7	2,2	42,0	I
	5	-	-	-	-	-
	$\bar{x}$	42,2	22,3	2,0	37,8	
16:8	1	27,0	22,3	1,9	26,6	I
	2	30,2	22,2	2,0	40,9	I
	3	22,2	10,1	2,1	40,3	I
	4	38,7	21,4	2,2	33,9	I
	5	40,1	13,6	2,1	41,7	I
	$\bar{x}$	31,6	17,9	2,1	36,7	
13,5: 5,5	1	48,9	37,7	2,1	56,0	II
	2	37,5	21,2	2,0	46,7	I
	3	61,5	24,6	2,1	40,8	I
	4	29,9	18,2	2,0	38,7	I
	5	35,6	21,8	2,2	49,3	I
	$\bar{x}$	42,7	23,7	2,1	46,3	
11:13	1	42,9	14,8	2,1	36,7	I
	2	47,4	23,5	2,0	32,7	I
	3	36,9	19,4	2,1	37,6	I
	4	33,5	26,6	2,0	49,7	I
	5	28,6	17,5	2,0	31,8	I
	$\bar{x}$	37,9	20,3	2,0	37,7	
8,5: 15,5	1	45,6	20,2	2,1	41,0	I
	2	41,1	12,4	2,1	37,3	I
	3	30,1	11,1	2,0	37,9	I
	4	36,0	15,1	2,0	43,8	I
	5	27,6	20,4	2,0	34,1	I
	$\bar{x}$	36,1	15,8	2,0	38,8	
6:18	1	29,0	19,8	2,0	31,0	I
	2	35,2	17,3	2,1	36,2	I
	3	35,9	17,8	2,0	39,4	I
	4	25,9	14,7	2,1	44,3	I
	5	25,9	9,0	2,0	39,6	I
	$\bar{x}$	30,2	15,7	2,0	38,1	

Serie PIIa (Tabelle 10, S. 49):

Diese Serie, die am 15. 12. in die Versuchsbedingungen kam, weist im Vergleich zu Serie PIa bei verschiedenen Parametern einen merklichen Anstieg auf.
Zunächst ist festzustellen, daß ein Weibchen im LD 8,5:15,5 sich in der Vitellogenesephase befindet und alle Werte dementsprechend erhöht sind. Die Ovariengewichte der nicht reproduktiven Tiere erreichen mit 47,1 mg ein im Mittel um 20 % höheres Niveau als bei Serie PIa und sind gegenüber den Naturtagtieren (DD/5-6°C) bei vier Lichtzeiten auf das Doppelte erhöht. Bei den Follikeldurchmessern ergibt sich zwischen den nicht reproduktiven Weibchen der Serie PIa und PIb kein Unterschied. Es stieg jedoch die Anzahl der Follikel mit einem Durchmesser grösser als 1 mm, wodurch die Gewichtszunahme der Ovarien erklärlich wird. Die Gewichtswerte der Ovidukte übersteigen die entsprechenden Werte der Serie PIa im Mittel um 77,2 %, besonders im LD 8,5 : 15,5 und LD 16 : 8 liegen sie wesentlich höher. Auch innerhalb dieser Serie treten bei den Oviduktgewichten bemerkenswerte Unterschiede auf, die Werte im LD 8,5 : 15,5 und LD 18,5 : 5,5 liegen ebenfalls deutlich höher als im LD 6 : 18 und LD 11 : 13.

Im histologischen Bild treten diese Unterschiede nicht so deutlich hervor. Die Höhe der Drüsenschicht schwankt zwischen Mittelwerten von 43 und 59 µm. Damit ist das Niveau gegenüber Serie PIa aber ebenfalls merklich angehoben.

Insgesamt lassen 12 der 29 Weibchen Anzeichen beginnender Fortpflanzungsaktivität (Stadium II) erkennen. Bei einem Weibchen im LD 8,5 : 15,5 findet in den größten Follikeln Dottereinlagerung statt (Stadium III). Die Stadien IV und V kommen noch nicht vor.

Tabelle 10: Serie P II a

LD	Tier Nr.	Ovarien-gewicht mg	Oviduktgewicht mg	Foll-Ø mm	Drüsenschicht µm	Fortpflanzungsstadium
18,5: 5,5	1	53,8	49,5	2,2	47,6	II
	2	46,6	36,8	2,1	49,5	II
	3	52,6	32,0	2,0	45,6	I
	4	42,8	34,1	2,0	47,4	I
	5	47,8	32,9	2,0	53,2	II
	$\bar{x}$	48,7	37,1	2,1	48,7	
16:8	1	69,4	52,1	2,0	46,8	II
	2	51,0	52,2	2,0	57,3	II
	3	43,5	39,7	2,0	39,6	I
	4	45,8	26,4	2,2	43,9	I
	5	44,7	38,4	2,4	51,5	II
	$\bar{x}$	50,9	41,8	2,1	47,8	
13,5: 5,5	1	40,7	19,5	2,0	43,4	I
	2	46,5	24,5	2,1	50,6	II
	3	68,8	48,7	2,2	49,5	II
	4	47,7	42,2	2,1	63,0	II
	5	34,6	38,6	2,1	57,6	I
	$\bar{x}$	47,7	34,7	2,1	52,8	
11:13	1	42,6	18,3	2,0	52,3	I
	2	48,3	26,3	2,0	38,3	I
	3	21,7	15,7	2,0	45,0	I
	4	59,8	29,1	2,0	48,8	II
	5	66,8	27,6	1,9	31,3	I
	$\bar{x}$	47,8	23,4	2,0	43,1	
8,5: 15,5	1	51,2	42,2	2,1	54,4	II
	2	477,1	92,0	6,5	96,0	III
	3	53,3	34,9	2,3	45,3	I
	4	40,3	30,7	2,0	47,6	I
	5	52,2	64,8	2,0	52,5	II
	$\bar{x}$	135,0	53,0	3,0	59,2	
6:18	1	52,3	29,0	2,1	42,5	I
	2	35,6	20,1	2,0	41,0	I
	3	26,1	24,0	1,9	44,8	I
	4	38,3	24,7	2,0	56,9	I
	5	-	-	-	-	-
	$\bar{x}$	38,1	24,3	2,0	46,3	

Serie P IIIa (Tabelle 11, S. 51):
Die Reaktion dieser Serie, die weitere sechs Wochen später in die Versuchsbedingungen kam , unterscheidet sich jetzt in auffälliger Weise von den beiden vorangegangenen Serien. Reproduktive Aktivität kann bei 18 von 30 Weibchen festgestellt werden, 11 befinden sich im Stadium III, vier im Stadium IV und drei haben bereits Eier abgelegt (Stadium V). Außerdem läßt sich bei acht Tieren beginnende Fortpflanzungsaktivität (Stadium II) erkennen.

Durch rapides Wachstum der Follikel sind die mittleren Ovariengewichte bei den Tieren dieser Serie stark angestiegen, auf 142,1 mg. Dieser Wert läge noch weit höher, wenn die Ovulation bei etlichen Tieren nicht bereits erfolgt wäre. Der Durchmesser des größten Follikels weist im Durchschnitt 3,4 mm auf, auch hier liegt der Wert infolge Ovulation der größten Follikel niedriger.
Der Mittelwert der Oviduktgewichte klettert gegenüber der Serie P IIa auf etwa den doppelten Wert (74,6 mg). Auch die Drüsenschicht im Ovidukt weist mit einem mittleren Schwankungsbereich von 55 - 84 µm eine beträchtliche Zunahme auf.

Betrachtet man die unter den verschiedenen Lichtzeiten erzielten Ergebnisse in Tabelle 11 (S. 51), so fällt auf, daß die maximale Reaktion nicht bei den langen Photoperioden liegt, sondern im LD 8,5:15,5 (alle fünf Weibchen reproduktiv). Die Anzahl reproduktiver Weibchen ist in den drei kurzen LD-Zyklen 50 % höher als in den 3 langen. Ein Minimum findet sich im LD 13,5:10,5 mit nur einem Tier in einem reproduktiven Stadium (Anfangstadium III). Dies überrascht, da in einer anderen Versuchsreihe (s.S. 26) zu vergleichbarer Jahreszeit in einem LD 14:10 alle 11 Versuchstiere innerhalb von fünf Wochen reproduktiv waren.

Tabelle 11: Serie P III a

LD	Tier Nr.	Ovarien-gewicht mg	Oviduktgewicht mg	Foll-Ø mm	Drüsenschicht µm	Fortpflanzungsstadium
18,5: 5,5	1	45,0	31,3	2,2	53,6	II
	2	295,2	147,5	5,5	101,8	III
	3	384,6	98,2	7,6	101,3	III
	4	76,0	63,8	2,9	92,6	III
	5	37,4	46,7	2,2	61,6	II
	$\bar{x}$	167,6	77,5	4,1	82,2	
16:8	1	43,2	27,0	2,3	47,9	I
	2	48,8	34,5	2,2	62,7	II
	3	355,6	119,5	6,0	87,2	III
	4	60,4	60,8	2,1	48,6	II
	5	123,8	87,8	2,2	36,5	V
	$\bar{x}$	126,4	65,9	3,0	56,6	
13,5: 5,5	1	64,5	45,5	2,3	38,2	II
	2	54,1	40,3	2,3	54,7	II
	3	36,5	21,5	2,2	47,2	I
	4	50,8	50,1	2,1	56,2	II
	5	57,5	67,5	2,7	78,5	III
	$\bar{x}$	52,7	45,0	2,3	55,0	
11:13	1	361,5	100,5	6,1	87,5	III
	2	239,3	104,4	4,5	101,6	III
	3	48,3	27,3	2,1	44,9	I
	4	198,3	122,8	3,8	78,1	III
	5	51,2	55,0	2,3	63,6	II
	$\bar{x}$	179,7	82,0	3,8	75,1	
8,5: 15,5	1	110,4	103,7	4,5	109,1	III
	2	27,4	15,9	2,1	40,3	V
	3	73,5	138,7	2,7	106,0	III
	4	255,7	128,6	5,7	106,3	III
	5	54,1	103,5	3,1	59,1	III
	$\bar{x}$	104,2	98,1	3,6	84,2	
6:18	1	757,9	155,0	7,0	107,4	III
	2	35,5	97,0	2,0	66,0	IV
	3	209,4	75,7	4,8	93,9	III
	4	44,7	29,7	2,0	45,0	I
	5	62,2	36,5	2,2	36,5	V
	$\bar{x}$	221,9	78,8	3,6	69,8	

Die Tiere der Serie P Ib und P IIb wurden zehn Wochen nach dem Einsetzen in die Versuchsbedingungen autopsiert.

Serie P Ib (Tabelle 12, S. 53):

Die Ovariengewichte liegen bei den Tieren aller LD-Gruppen durchschnittlich 13 mg höher als fünf Wochen zuvor (Serie P Ia). Auf unverändertem Niveau bewegen sich die Follikeldurchmesserwerte. Parallel den Ovariengewichten haben die Oviduktgewichte einen Anstieg um durchschnittlich 13,4 mg erfahren. Bei der Höhe der Drüsenschicht tritt dieser Anstieg jedoch weniger deutlich hervor.

Die Tabelle 12 (S. 53) zeigt, daß kein Weibchen ein reproduktives Stadium erreicht hat. Bis auf drei Tiere im LD 16:8, sowie je einem der übrigen Lichtzeiten im Stadium II, befinden sich alle anderen noch im Stadium I.

Serie P IIb (Tabelle 13, S. 54):

Die Tiere dieser Serie, die sich die doppelte Zeitdauer unter Versuchsbedingungen befanden wie Serie P IIa, erfuhren dadurch gegenüber den Serien P Ia und P Ib eine beachtliche Förderung. Die Anzahl der reproduktiven Tiere stieg von 1 auf 6. Von diesen sechs Weibchen hatte eins Eier abgelegt und ein anderes Eier in den Ovidukten. Stadium II wird bei 13 Tieren angetroffen. Elf Tiere bleiben sexuell noch völlig inaktiv.

In den Gruppen mit Tieren in der Vitellogenesephase weichen die Mittelgewichtswerte der Ovarien von einem sonst einheitlichen Niveau bei 50 mg stark nach oben ab. Entsprechendes gilt für die anderen Parameter.
Die nicht reproduktiven Weibchen erreichen im Mittel Follikeldurchmesser von 2,3 mm, Oviduktgewichte von 40,4 mg und eine

Tabelle 12: Serie P I b

LD	Tier Nr.	Ovarien-gewicht mg	Ovidukt-gewicht mg	Foll-Ø mm	Drüsen-schicht µm	Fortpflanzungsstadium
18,5: 5,5	1	45,5	30,6	2,2	38,0	I
	2	85,2	45,0	2,3	39,6	II
	3	49,0	27,9	2,0	46,7	I
	4	53,3	25,3	2,1	47,3	I
	5	37,4	26,9	2,1	54,4	I
	$\bar{x}$	54,0	31,1	2,1	45,2	
16:8	1	68,8	34,1	2,1	46,2	I
	2	56,3	42,8	2,1	45,5	I
	3	68,0	72,5	2,1	52,4	II
	4	61,0	37,1	2,1	51,9	II
	5	39,8	54,3	2,1	78,4	II
	$\bar{x}$	58,8	48,2	2,1	54,9	
13,5: 5,5	1	66,5	43,1	2,1	54,7	II
	2	40,9	29,2	2,0	42,0	I
	3	52,8	41,8	2,0	50,4	I
	4	58,2	27,6	2,2	43,0	I
	5	27,1	19,2	2,0	34,1	I
	$\bar{x}$	49,2	32,2	2,1	44,8	
11:13	1	72,4	35,2	2,0	46,1	I
	2	75,4	48,0	2,1	54,8	II
	3	30,6	30,3	2,0	41,4	I
	4	39,3	23,1	1,9	48,8	I
	5	75,1	19,6	2,3	43,7	I
	$\bar{x}$	58,6	31,2	2,1	47,0	
8,5: 15,5	1	42,8	30,1	2,0	41,8	I
	2	48,7	34,4	2,1	42,0	I
	3	42,3	21,2	2,1	42,9	I
	4	48,9	30,0	2,1	50,1	II
	5	35,0	20,1	2,0	37,0	I
	$\bar{x}$	43,5	27,2	2,1	42,8	
6:18	1	57,0	28,7	2,3	48,0	II
	2	26,1	19,6	2,0	39,8	I
	3	36,6	31,8	2,1	42,3	I
	4	22,0	25,4	2,2	50,0	I
	5	30,2	26,9	2,0	48,7	I
	$\bar{x}$	34,4	26,5	2,1	45,8	

Tabelle 13: Serie P II b

LD	Tier Nr.	Ovarien-gewicht mg	Ovidukt-gewicht mg	Foll-Ø mm	Drüsen-schicht µm	Fortpflanzungsstadium
18,5: 5,5	1	798,1	201,8	7,2	119,5	III
	2	25,8	22,6	1,9	36,5	I
	3	64,2	80,4	2,3	62,7	II
	4	48,9	43,5	2,2	41,7	II
	5	48,7	24,8	2,4	49,0	II
	$\bar{x}$	217,5	74,6	3,2	61,8	
16:8	1	57,0	51,2	2,4	58,0	II
	2	36,0	111,5	2,3	96,5	IV
	3	48,8	37,2	2,4	54,0	II
	4	45,6	32,0	2,4	55,3	II
	5	54,6	37,3	2,3	57,1	II
	$\bar{x}$	46,5	53,8	2,4	64,2	
13,5: 5,5	1	60,4	52,3	2,0	49,2	II
	2	69,3	68,9	2,4	44,3	V
	3	48,9	40,7	2,0	40,1	I
	4	84,0	74,2	3,0	62,9	III
	5	59,5	50,8	2,4	54,7	II
	$\bar{x}$	64,5	57,4	2,4	50,2	
11:13	1	43,4	43,7	2,3	47,6	II
	2	33,2	25,6	2,2	29,6	I
	3	53,6	42,7	2,0	44,0	I
	4	54,0	23,0	2,2	40,0	I
	5	28,2	21,8	2,3	44,0	I
	$\bar{x}$	42,5	31,4	2,2	41,0	
8,5: 15,5	1	51,6	50,3	2	57,8	II
	2	312,4	107,4	5,7	72,9	III
	3	43,2	34,5	2,2	37,1	I
	4	53,6	38,5	2,2	37,6	I
	5	35,0	27,5	2,0	37,0	I
	$\bar{x}$	99,2	51,6	2,8	48,5	
6:18	1	22,8	29,9	1,9	50,5	I
	2	24,6	23,6	2,4	38,7	II
	3	80,0	87,5	3,2	83,5	III
	4	58,0	85,9	2,4	67,3	II
	5	37,8	48,8	2,4	57,7	II
	$\bar{x}$	44,6	55,1	2,5	59,5	

Höhe der Drüsenschicht von 47,8 µm.

Vergleicht man die Reaktion des Fortpflanzungssystems der Weibchen der verschiedenen LD-Gruppen, so fällt auf, daß die Tiere im LD 11:13 am schwächsten reagierten, während die Tiere in den übrigen Gruppen eine annähernd gleiche Antwort zeigten.

Zusammenfassend läßt sich feststellen:

1. Mit fortschreitender Jahreszeit reagierten weibliche Ruineneidechsen auch diesmal unterschiedlich stark auf gleiche Versuchsbedingungen. Bei Versuchsbeginn am 1.11. (Serie P Ia) blieb das Fortpflanzungssystem nach einer Stimulierungszeit von 35 Tagen in allen Gruppen inaktiv. Auch wenn der Versuch sechs Wochen später, am 15.12. begann, wurden nur 3,4% der Weibchen reproduktiv. Lag der Zeitpunkt des Versuchbeginns weitere sechs Wochen später, am 1.2., so waren nach 35 Tagen 60 % der Weibchen reproduktiv.

2. Bei einer Verdoppelung der Stimulierungsdauer von 35 auf 70 Tage stieg nach gleicher Vorbehandlung der Prozentsatz positiv reagierender Tiere bei den Serien P II von 3,4 auf 20 %. Hiermit wird das Ergebnis in 3.2.2. bei den Gruppen III a_2 und III b_2 bestätigt.

3. Photoperioden von 6 bis 18,5 Std. täglicher Lichtdauer führten zu keiner entsprechenden Staffelung des Stimulierungsergebnisses innerhalb der Serien. Vielmehr findet sich ein Maximum im Kurztag LD 8,5:15,5 und im LD 13,5:11,5 sowie ein erneuter Anstieg im LD 18,5:5,5. Aufgrund dieses Ergebnisses ist die Möglichkeit einer zusätzlichen Steuerung durch die Photoperiode letztlich noch nicht auszuschließen.
   Die für männliche Ruineneidechsen gültige Hypothese über die Zuordnung einer bestimmten Lichtzeit zu einer bestimmten Reaktionsbereitschaft konnte durch die Befunde an Weibchen nicht gestützt werden.

3.3.2. Verlängerung der Winterruhebedingungen bis zum Sommer

Bei männlichen Lacerta sicula campestris konnte Fischer (1970a) zeigen, daß unter verlängerten Winterruhebedingungen (DD/5-6°C) Hodenwachstum und spermiohistogenetische Aktivität Ende März spontan wieder einsetzen. Ein gleiches Experiment wurde mit Weibchen durchgeführt. Am 30.4., 28.5. und 14.6. wurden je fünf Weibchen aus den Winterruhebedingungen autopsiert. Wie Abb.20 zeigt, wurde unter solch extrem ungünstigen Bedingungen bis Mitte Juni kein Weibchen reproduktiv. Follikeldurchmesser und Ovariengewichte blieben gering. Nur auf dem Niveau des Oviduktes ließ sich bei einem Tier eine beachtliche Aktivitätssteigerung erkennen. Während bei Männchen anscheinend die stoffwechselphysiologischen Voraussetzungen dafür gegeben sind, bei starkem endogenen Druck die Reifungsvorgänge in den Hoden ablaufen zu lassen, ist bei Weibchen, wie später noch gezeigt wird (S. 61), unterhalb einer bestimmten Temperaturgrenze die Vitellogenese blockiert. Aus dem negativen Resultat dieses Versuches sind somit keine Schlußfolgerungen über Vorhandensein und Stärke einer endogenen Komponente möglich, da die Versuchsbedingungen hier schon auf peripherem Stoffwechselniveau nicht den Anforderungen gerecht werden, die an "permissive conditions" zu stellen sind, damit die Fortpflanzung auch in Abwesenheit der sonst fördernden Mileufaktoren ablaufen kann.

3.3.3. Wirkung einer Temperaturerhöhung von 5 auf 25°C bei Dauerdunkel

Bei 5° ± 1°C und DD überwinternde Ruineneidechsen-Weibchen wurden am 9.2. in eine Temperatur von 25 ± 1°C gebracht. Dort lebten sie weiterhin in einem völlig lichtabgeschlossenen Versuchsraum. Nur einmal wöchentlich wurde die Dunkelheit zur Inspektion der Tiere durch das schwache Licht einer Taschenlampe für etwa 15 Sek. unterbrochen. Nach 5 1/2 Wochen, am 19.3. wurden die 9 Tiere autopsiert: Alle Weibchen hatten positiv reagiert und befanden sich in einem reproduktiven Stadium: Drei Weibchen hatten vitellogenetische Follikel, fünf Weibchen hatten Eier im Ovidukt, und eins hatte Eier abgelegt. Die bei der Autopsie erhaltenen Werte für Ovariengewichte, Follikeldurchmesser, Oviduktgewichte und die Drüsenhöhe im Ovidukt gibt Tabelle 14 (S. 58) wieder. Sie liegen gut miteinander korreliert in den dem jeweiligen Fortpflanzungszustand entsprechenden Bereichen.

Tabelle 14: Reaktion des Fortpflanzungssystem am 19.3. nach Erhöhen der Temperatur am 9.2. von 5°C auf 25°C bei Dauerdunkel

Tier Nr.	Ovarien gewicht mg	Oviduktgewicht mg	Foll.-Ø mm	Drüsenschicht mg	Fortpfl.-stadium
1	55,5	74,1	2,6	59,3	IV
2	1216,6	197,0	7,5	153,0	III
3	1058,6	175,2	7,2	146,6	III
4	133,4	87,3	2,8	39,6	IV
5	111,0	89,6	2,8	44,9	IV
6	67,5	124,7	2,2	87,6	IV
7	54,8	75,6	2,5	66,7	V
8	58,0	128,0	3,0	123,3	IV
9	500,1	144,1	5,5	140,8	III

Das Ergebnis dieses Versuches kann als weitere Stütze dafür gewertet werden, daß die Photoperiode im Vergleich zur Temperatur eine nur untergeordnete Rolle bei der Auslösung der Gonadenaktivität der Weibchen in der progressiven Phase spielt.

3.3.4. Einschaltung einer Kältephase (12°C) in einen Langtag bei hoher Temperatur (30°C)

Für diesen Versuch wurden Weibchen verwendet, die sich in einem vorangegangenen Experiment (s.S. 33) Ende Februar als nicht reproduktiv erwiesen hatten. Im Anschluß an die dort erhaltenen Bedingungen (s.S. 60) wurde mit ihnen wie folgt verfahren (s.S. 60):

Gr. Sw blieb unter den bisherigen Bedingungen (LD 16:8/30°C) bis zum Versuchsende am 10.5.

Gr. Skw erhielt unter Beibehaltung der Photoperiode (LD 16:8) die Temperatur vom 25.2. bis 5.4. auf 12°C herabgesetzt und danach wieder auf 30°C erhöht.

Gr. Sk erhielt bei ebenfalls gleichbleibender Photoperiode (LD 16:8) auch am 25.2. die Temperatur auf 12°C erniedrigt, aber nicht wieder heraufgesetzt.

Am 5.4. erfolgte in allen drei Gruppen eine Kontrolle der Ovarien durch Laparotomie (Tabelle 3). Die Weibchen der Gruppen Skw und Sk weisen, wie bei der niedrigen Temperatur nicht anders zu erwarten, nur inaktive Stadien auf. Ebenfalls den Erwartungen entspricht, daß in der Gruppe Sw eine geringe Anzahl der Weibchen bei konstant hoher Temperatur reproduktiv wird.

Am 10.5. jedoch zeigten alle Tiere der Gruppe Skw, bei der eine Kältephase im März eingeschoben war, Vitellogenese, während in den anderen beiden Gruppen kein Fortschritt zu verzeichnen war (Tabelle 3). Fünf Wochen niedrige Temperatur können somit die bei fortdauernd hoher Temperatur bestehende Hemmung des Fortpflanzungssystems abbauen. Ohne diesen Kälteeinfluß setzt aber dennoch, wenn auch meist verspätet, bei einem Teil der Tiere die Fortpflanzung ein, wie sich in Gr. Sw und in einigen anderen Serien (S.36, 42) gezeigt hat.

Tabelle 3 : Reaktion des Fortpflanzungssystems nach Einschalten einer Kältephase in einen LD 16:8 bei 30°C

Gruppe	Photoperiode / Temperatur	Fortpflanzungsstadien														
		25.2.						5.4.					10.5.			
		N	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
Sw	LD 16:8/30°C 15.7. — 10.5.	12	8	4	-	-	-	8	2	-	1	1	3	7	-	-	2
Skw	LD 16:8/ 30°C (15.7) — LD 16:8/ 12°C (25.2. — 5.4.) — (10.5.)	5	4	1	-	-	-	4	1	-	-	-	-	-	5	-	-
Sk	LD 16:8 /30°C (15.7.) — DD/5°C (15.9. — 3.11.) — LD 16:8/12°C (25.2.)	4	1	3	-	-	-	4	-	-	-	-	3	1	-	-	-

3.3.5. Einsetzen der Fortpflanzungsaktivität bei unterschiedlichen Temperaturen von 7 bis 30°C in einem LD 14:10

Lacerta sic.camp.-Weibchen, die seit Mitte Oktober im Dauerdunkel bei 5 bis 6°C lebten, wurden am 22.1. gegen Ende der Refraktärperiode entweder direkt (Gr. T 7, Gr. T 12 und Gr. T 15)oder erst nach einem Tag langsamen Erwärmens bei Zimmertemperaturen (Gr. T 20, Gr. T 25 und Gr. T 30) in Temperaturbereiche von 7°C, 12°C, 15°C, 20°C, 25°C und 30°C mit einen LD 14:10 überführt. Im Bereich von 7 bis 25°C schwankte die Temperatur um ± 1°C, bei 30°C um ± 2°C. Der Fortpflanzungszustand wurde fünf Wochen nach Versuchsbeginn zunächst durch Laparotomie und nach weiteren fünf Wochen durch Autopsie derselben Tiere untersucht. Den Reproduktionszustand nach fünf Wochen gibt zusammengefaßt das Diagramm in Abb.21 wieder: Bei Temperaturen von 7°C, 12°C und 15°C setzt bei keinem Tier die Vitellogenese ein. Jedoch nahm bei diesen Gruppen die Anzahl der Tiere im Stadium II von 0 % bei 7°C auf 71,4 % bei 15°C zu. Die Follikeldurchmesser (Abb.21) steigen hierbei im Mittel nur um 0,2 mm an. Erst bei 20°C wurden Tiere mit vitellogenetischen Follikeln angetroffen. Bei dieser Temperatur befinden sich von sieben Weibchen zwei im Anfang des Stadiums III, vier in Stadium II und eins in Stadium I. Der Mittelwert der größten Follikeldurchmesser liegt bei 2,4 mm. Den stärksten stimulierenden Einfluß übte eine Temperatur von 25°C aus: 71,4 % der Weibchen (5) wurden reproduktiv, von diesen befanden sich 28,6 % (2) bereits im Stadium IV. Je ein Weibchen wurde im Stadium II und I gefunden. Der mittlere Follikeldurchmesser stieg auf 3,3 mm wobei zu berücksichtigen ist, daß bei zwei Tieren die Ovulation bereits erfolgt war. Eine Temperatur von 30°C steigerte die Anzahl der stimulierten Tiere nicht mehr;

im Gegenteil 81,8 % (9) der Weibchen weisen Stadium I auf, Ovarien und Ovidukte sind völlig regrediert. Nur zwei der Weibchen reagieren positiv, eins hatte einen Ovarialzyklus bereits durchlaufen (Stadium V), das andere hatte Eier im Ovidukt (Stadium IV). Der mittlere Durchmesser des größten Follikels liegt bei 1,9 mm. Läßt man jedoch die Werte der beiden reproduktiven Weibchen außer Betracht, so ergibt sich mit 1,6 mm ein niedrigerer Wert als bei 7°C. Es scheint, daß die hohe Temperatur von 30°C bei der Mehrzahl der Weibchen das Einsetzen der Reproduktionsphase hemmen und unmittelbar in die Regressionsphase überleiten kann.

Nach weiteren fünf Wochen wurden dieselben Tiere autopsiert. Im Diagramm in Abb.22 ist der von Versuchsbeginn an bis zum Zeitpunkt dieser zweiten Untersuchung erreichte Fortpflanzungszustand dargestellt: Temperaturen von 7°C, 12°C und 15°C erwiesen sich wiederum als zu niedrig, die volle Gonadenaktivität zuzulassen. Kein Tier entwickelte sich weiter von Stadium II nach III. Doch die Anzahl der Weibchen in Stadium II nahm bei 7°C von 0 auf 28,6 % und bei 12°C von 45,5 auf 81,8 % zu; bei 15°C war ein Rückgang um 14,3 % auf 57,1 % zu verzeichnen. Deutlich stieg die Anzahl der reproduktiven Tiere bei 20°C an: Von 28,6 % auf 71,4 %; die Ovulation war aber noch bei keinem dieser Weibchen erfolgt. Von den Tieren der 25°-Gruppe hatte zu diesem Zeitpunkt die Mehrzahl der Weibchen (57,1 %) bereits Eier abgelegt. Bei einem Weibchen war ein zweiter Ovarialzyklus bereits wieder bis zum Stadium IV vorangeschritten. Bei 30°C war abgesehen davon, daß ein Tier von Stadium IV zu Stadium V gelangte kein weiterer Fortschritt zu verzeichnen. Bei einem anderen Weibchen hatten sich zwischenzeitlich vitellogenetische Follikel entwickelt, diese degenerierten jedoch bevor sie zur Ovulation

kamen. Im Fortpflanzungszustand aller anderen Weibchen war keine sichtbare Veränderung eingetreten.

In Abb. 23 ist der aktuelle Zustand der Ovarien am 5.4.73 anhand der Gewichtswerte dargestellt: In den Gruppen T 7, T 12 und T 15 liegen die Ovariengewichte im Durchschnitt bei 30 mg. Aber bei je einem Tier der Gruppe T 7 und T 12 ragt der Wert mit 71,2 bzw. 79,3 mg deutlich darüber hinaus. Bei der Gruppe T 20 liegt der Mittelwert bei 236,6 mg, die Werte streuen jedoch sehr stark je nach dem wie weit die Vitellogenese vorangeschritten ist. Dagegen beruht der hohe Mittelwert der Gruppe T 20 mit 236,6 mg auf dem hohen Wert eines einzigen Tieres. Die niedrigen Ovariengewichtswerte bei den übrigen Tieren erklären sich dadurch, daß die Eiablage bereits erfolgt ist. Auf ein extrem niedriges Niveau bei 12,2 mg sind die Ovariengewichte bei den Weibchen der Gruppe T 30 zurückgegangen, damit zeigt sich hier eine nahezu vollständige Regression der Ovarien an.

Die Ovariengewichte korrelieren in allen Gruppen gut mit den Follikeldurchmesserwerten (Abb. 22). Im Vergleich zu den fünf Wochen zuvor gemessenen Durchmesserwerten vergrößerten sich die Follikel in den Gruppen T 7, T 12 und T 15 um nicht mehr als 0,1 bis 0,2 mm. Bei der Gruppe T 20 sind die Follikel im Durchschnitt von 2,4 auf 4,7 mm im Durchmesser angestiegen. Bei der Gruppe T 25 fiel infolge der Ovulation der größten Follikel der mittlere Durchmesserwert auf 2,9 mm ab. Mit einem Durchschnittswert von 1,6 mm blieben die Follikel bei 30°C auf dem gleichen Niveau, das sich fünf Wochen zuvor bei der Mehrzahl der Tiere bereits andeutete.

Auch auf dem Niveau des Ovidukts spiegelt sich die Temperaturabhängigkeit der Reproduktionsvorgänge gut wieder (Abb. 24). Die Mittelwerte der Oviduktgewichte bei den Tieren der Gruppen T 7, T 12 und T 15 liegen zwischen 31 und 35 mg. Der Höchstwert findet sich wiederum in der Gruppe T 20 mit durchschnittlich 90,9 mg, da die am stärksten geförderte Gruppe T 25 den Höhepunkt ihrer Fortpflanzungsaktivität bereits überschritten hat. Bemerkenswert sind die Oviduktgewichte bei zwei Tieren der Gruppen T 7 und T 12, die mit über 50 mg in einem Bereich liegen, der auf eine Wachstumsanregung durch ovarielle Steroide hindeutet. Auffällig ist auch, daß die Oviduktgewichte bei den Eidechsen der Gruppe T 30 mit durchschnittlich 22,5 mg um etwa ein Drittel niedriger liegen als diejenigen aus den drei niedrigen Temperaturbereichen. Auch die histologische Untersuchung der Ovidukte gibt zu erkennen, daß diese bei niedrigen Temperaturen ein höheres Aktivitätsniveau aufweisen als bei 30°C, wo die Regression eingetreten ist,und der Wert der Drüsenschicht um mehr als 25 % niedriger liegt. Sekretorische Aktivität der Drüsenzellen ist bei etlichen Tieren in den niedrigen Temperaturen deutlich zu erkennen, während bei 30°C keine Sekrete vorhanden sind.

Die unterschiedliche Wirkung der verschiedenen Temperaturen auf den Ablauf der Fortpflanzungsvorgänge muß auch im Zusammenhang mit dem temperaturabhängigen Ernährungszustand der Tiere gesehen werden. Abb.25 gibt die Fettkörpergewichte in Prozent des Körpergewichts wieder. Die Werte fallen von 3,9 % bei 7°C auf ein Minimum von 1,4 % bei 15°C. Sie steigen bei 20°C wieder an und erreichen bei 30°C mit 8,3 % den Maximalwert.

Zusammengefaßt ergibt sich aus diesem Experiment für die Bedeutung der Temperatur zu Beginn der progressiven Phase fol-

gendes: Eine begrenzte Stimulierung der Ovarien und Ovidukte, nicht jedoch die Vitellogenese, kann auch bei Temperaturen von 7°C, 12°C und 15°C stattfinden. Der vitellogenetische Prozeß benötigt jedoch eine Mindesttemperatur von 20°C. Er läuft bei 25°C beschleunigt ab und führt zu Ovulation und Eiablage. Bei 30°C schlägt die fördernde Wirkung der Temperatur beim überwiegenden Teil der Weibchen bereits in eine hemmende um, so daß die Fortpflanzungsvorgänge zumindest für eine gewisse Zeit völlig unterdrückt werden.

3.3.5.1. Einfluß extrem hoher Temperaturen auf das Fortpflanzungssystem inaktiver und reproduktiver Weibchen

Am 17.4. wurde eine Gruppe von 5 Weibchen im Stadium II aus dem Naturtag in einen Temperaturbereich von 35 ± 1°C überführt und eine andere von 7 Weibchen mit vitellogenetischen Follikeln (Stadium III) in eine Temperatur von 40 ± 1°C. Die tägliche Lichtzeit betrug 14 Stunden. Alle Tiere wurden zu Versuchsbeginn laparotomiert und der Durchmesser des größten Follikels gemessen (Tabelle 15 und 16, S. 66 und 67).

Bei der Autopsie der Tiere aus der 35°C-Gruppe nach 10 Tagen ergab sich am 28.4. folgendes Bild (Tabelle 15 ,S. 66): Während bei 2 Tieren die Vitellogenese anlief, degenerierten bei den 3 übrigen die größten Follikel in ihren Ovarien. Daß es vorzeitig zur Regression kam, bestätigen die niedrigen Ovarien- und Oviduktgewichtswerte. Wie im vorangehenden Versuch und in einigen anderen bei 30°C durchgeführten, zeigt sich auch hier eine individuell unterschiedliche Toleranz des Fortpflanzungssystems gegenüber hoher Temperatur.

Bei Laparotomie der Weibchen der 40°C-Gruppe (Tabelle 16, S.67) zeigte sich am 28.4. bei 5 von 7 Tieren, daß die zuvor vitellogenetischen Follikel atretisch geworden sind. Der Prozeß der Vitellogenese setzte sich nur bei 2 Weibchen weiter fort, aber auch diese ovulationsreifen Follikel wurden bei Autopsie der Gruppe am 6.5. atretisch vorgefunden. Innerhalb von 20 Tagen fiel der Durchmesser des größten Follikels im Mittel von 4,1 mm auf 1,5 mm ab, ohne daß es zur Ovulation der großen Follikel gekommen war.

Messungen der Körpertemperatur rektal mit einem Sekundenthermometer während der Lichtzeit ergaben, daß bei einer Lufttemperatur von 40°C (1 cm über dem Terrarienboden gemessen) die Körpertemperatur durchschnittlich um 3,9 °C tiefer lag. Bei 35°C Lufttemperatur regelten die Tiere ihre Körpertemperatur im Mittel um 1,6°C niedriger ein. So dürfte eine konstant

Tabelle 15: Reaktion des Fortpflanzungssystem auf 35°C in einem LD 14:10

Tier Nr.	Ovarien-gewicht mg	Ovidukt-gewicht mg	Follikel-Ø mm		Fortpflanzungs-zustand	
			17.4.	28.4.	17.4.	28.4.
20	6,5	20,6	1,8	1,5	II	I
4	17,4	11,6	2,4	1,7	II	I
9	250,4	80,0	2,3	5,4	II	III
7	115,4	64,3	2,0	4,1	II	III
6	17,4	12,6	2,1	1,7	II	I

Tabelle 16: Reaktion des Fortpflanzungssystem auf 40°C in einem LD 14:10

Tier Nr.	Ovarien-gewicht mg	Ovidukt-gewicht mg	Follikel-Ø mm			Fortpflanzungszustand		
			17.4.	28.4.	6.5.	17.4.	28.4.	6.5.
11	32,4	20,4	4,5	2,0	1,5	III	I	I
21	81,2	35,5	4,2	7,0	1,5	III	III	I
8	12,1	14,7	2,8	1,6	1,5	III	I	I
16	17,6	19,0	5,0	1,5	1,4	III	I	I
5	6,9	10,9	4,0	1,5	1,8	III	I	I
13	37,9	20,7	4,8	7,0	1,5	III	I	I
17	17,8	15,2	3,0	1,7	1,4	III	I	I

hohe Körpertemperatur von 36°C bereits ausreichen die Fortpflanzung zu hemmen.

3.3.6. Wirksamkeit von exogenem FSH bei verschiedenen Temperaturen

In den vorangehenden Versuchen hatte sich ein Einfluß der Umgebungstemperatur auf die Aktivität des Fortpflanzungssystems ergeben. Für das Ausbleiben einer Gonadenreaktion bei niedrigen Temperaturen sind zwei Möglichkeiten denkbar:

1. die Sekretion gonadotroper Hormone ist zu gering,
2. ein hoher peripherer Gonadotropinspiegel liegt vor, jedoch sprechen die Hormonrezeptoren bzw. das Enzymsystem der Vitellogenese nicht darauf an. In ähnlicher Weise könnte die bei sehr hoher Temperatur einsetzende Regression der Ovarien einmal auf Hemmung der FSH-Sekretion beruhen, zum anderen aber auch auf direkter Schädigung des Follikels oder des dotterbildenden Systems. Durch Applikation von exogenem FSH sollten diese Fragen geklärt werden.

Bei 5 verschiedenen Temperaturen von 15 bis 40°C wurde im April Ruineneidechsen-Weibchen, bei denen die Vitellogenese noch nicht begonnen hatte, jeden zweiten Tag eine Dosis von 0,5 IE FSH injiziert (Tabelle 17, S. 69). Die Tiere der Gruppen bei 15, 20 und 25°C entstammten den Winterruhebedingungen, die der Gruppen bei 35 und 40°C waren als Frischfänge kurz zuvor in Göttingen eingetroffen. Vor Beginn der Injektionen hatten die Tiere für zwei Tage Gelegenheit sich an die Versuchsbedingungen zu akklimatisieren. Die Injektionslösung wurde vor Applikation auf die Haltungstemperatur der Tiere gebracht. Eine Kontrollgruppe bei 20°C erhielt physiol. NaCl injiziert. Alle Tiere wurden vor Versuchsbeginn laparotomiert und der Durchmesser des größten Follikels im linken Ovar gemessen.

Das Ergebnis ist zusammengefaßt dargestellt in Tabelle 17, S. 69. Die FSH-induzierte Vitellogenese ist stark temperaturabhängig , wie Abb. 26 zeigt.

Tabelle 17: Reaktion des Fortpflanzungssystems auf FSH-Injektionen bei verschiedenen Temperaturen

FSH-Injektionen	Temperatur	Photoperiode	Gesamtdosis FSH	n	Laparotomie						Autopsie					
					Datum	Fortpfl.stadium					Datum	Fortpfl.stadium				
						I	II	III	IV	V		I	II	III	IV	V
7.4.-7.5.74	15°C	LD 14:10	8IE	9	5.4.	8	1	-	-	-	9.5.	7	2	-	-	-
7.4.-7.5.74	20°C	LD 14:10	8IE	7	5.4.	7	-	-	-	-	9.5.	-	2	4	1	-
7.4.-7.5.74	20°C	LD 14:10	Kontrolle	4	5.4.	3	1	-	-	-	9.5.	3	1	-	-	-
7.4.-21.4.74	25°C	LD 14:10	4IE	6	5.4.	2	4	-	-	-	23.4.	-	-	6	-	-
20.4.-26.4.75	35°C	LD 14:10	2IE	6	18.4.	6	-	-	-	-	28.4.	-	1	4	1	-
20.4.-26.4.75	40°C	LD 14:10	2IE	6	18.4.	-	6	-	-	-	28.4.	2	-	4	-	-

Bei 15°C bewirken FSH-Injektionen kein Follikelwachstum, die Vitellogenese setzt nicht ein.
Bei 20°C ist der mittlere Durchmesser des größten Follikels nach 32 Tagen von 2,0 auf 3,5 mm angestiegen. Fünf von sieben Weibchen sind als reproduktiv zu bezeichnen.
Bei 25°C befinden sich bereits nach 16 Tagen alle Tiere dieser Gruppe in der Vitellogenesephase; es wird ein mittlerer Follikeldurchmesser von 4,2 mm erreicht.
Bei 35°C vergrößert sich der Durchmesserwert schon nach 8 Tagen auf 4,9 mm. Von den sechs Weibchen zeigt eins jedoch keine Vitellogenese.
Bei 40°C schließlich erreicht der mittlere Durchmesser nach 8 Tagen einen Wert von 4,3 mm. Zwei der sechs Weibchen weisen aber starke Degenerationserscheinungen im Ovar auf, offensichtlich als Folge der hohen Temperatur.

Aus diesen Befunden ergibt sich, daß die Unfähigkeit des reproduktiven Systems bei niedrigen Temperaturen Dotter zu bilden nicht auf einen zu niedrigen peripheren FSH-Gehalt zurückgeführt werden kann. Die Temperaturschwelle für den Dotterbildungsprozeß muß demzufolge zwischen 15 und 20°C gesucht werden.

Die Befunde bei sehr hoher Temperatur sprechen dafür, daß vornehmlich die FSH-Sekretion durch die hohe Temperatur unterbunden wird, denn bei Injektion von exogenem FSH kann die Vitellogenese bei der Mehrzahl der Tiere noch ungestört ablaufen. Damit wirkt niedrige Temperatur auf peripherem Niveau (Ovar, Ovidukt, Leber) hemmend, hohe Temperatur dagegen auf dem Niveau von Hypophyse, Hypothalamus oder noch höheren Instanzen im ZNS.

3.4. Regressionsphase

Unter natürlichen Bedingungen werden Ruineneidechsen - Weibchen von April bis August mit vitellogenetischen Follikeln in den Ovarien angetroffen. Inwieweit die Dauer der Fortpflanzungsperiode beeinflußbar ist, soll in den folgenden Experimenten mit unterschiedlichen Kombinationen von Photoperiode und Temperatur analysiert werden.

Experiment I:

Die hier verwendeten Weibchen trafen erst kurz vor Versuchsbeginn in Göttingen ein. Die Tiere vom Mai dürften zum überwiegenden Teil vitellogenetische Follikel oder Eier im Ovidukt aufweisen (vgl. Tabelle 1, S. 17). Die Versuchsgruppen und -bedingungen sind im folgenden tabellarisch zusammengestellt:

Gruppe	n	Photoperiode/Temper.	Zeitdauer	Autopsie	
(1)RWo14	10	LD 14:10 / 30°C	10.4. - 16.6.	12.5.	16.6.
(2)RW 8	10	LD 8:16 / 30°C	25.5. - 25.7.	25.6.	25.7.
RW 10	10	LD 10:14 / 30°C	25.5. - 25.7.	25.6.	25.7.
RW 12	10	LD 12:12 / 30°C	25.5. - 25.7.	25.6.	25.7.
RW 14	10	LD 14:10 / 30°C	25.5. - 25.7.	25.6.	25.7.
RW 16	10	LD 16:8 / 30°C	25.5. - 25.7.	25.6.	25.7.
(3)RK 16	11	LD 16:8 / 16°C	25.5. - 25.7.	25.6.	25.7.

Zu 1:

Die am 10.4. in einen LD 14:10 bei $30^{\circ} \pm 2^{\circ}$C gegebenen 10 Weibchen legten sämtlich bis zum Zeitpunkt der Untersuchung am

12.5. Eier ab, davon ein Tier bereits zum zweitenmal. Den Autopsiebefund vom 12.5. gibt Abb. 30 wieder: Die Ovarien eines Tieres weisen infolge vitellogenetischer Follikel einen hohen Gewichtswert auf. Die Ovarien der übrigen Weibchen zeigen keine Vitellogenese mehr, dementsprechend abgesunken auf durchschnittlich 34,5 mg sind ihre Gewichtswerte. Gleiche Verhältnisse ergeben sich bei den Follikeldurchmessern und der Drüsenschicht im Ovidukt.

Von den unter Versuchsbedingungen verbliebenen fünf Weibchen legten zwei im Mai nochmals Eier ab. Zum Zeitpunkt der Autopsie am 16.6. wiesen die Ovarien bei keinem Tier mehr dotterhaltige Follikel auf. Ovariengewichte, Follikeldurchmesser und Drüsenschicht im Ovidukt sind auf Ruhewerte zurückgegangen (Abb. 30). Im histologischen Bild zeigen die Ovarien von 9 der 10 Tiere vom 12.5. und 16.6. große atretische Follikel, die den Eindruck aktiver Regression verstärken. Somit endet in einem LD 14:10 bei 30°C die Fortpflanzungsphase bereits vorzeitig im Juni, zu einer Zeit, in der unter natürlichen Bedingungen noch etwa 50 % der Weibchen reproduktiv sind.

Zu 2:

Um auch einen möglichen Einfluß der Tageslänge zu erfassen, wurde der gleiche Versuch mit Photoperioden von 8, 10, 12, 14 und 16 Stunden täglicher Lichtdauer ab 25.5. durchgeführt. Nach vier Wochen erfolgte die Autopsie von jeweils fünf Weibchen pro Versuchsgruppe. Bis zu diesem Zeitpunkt hatten drei bis fünf der zehn Tiere jeder Gruppe Eier abgelegt. Das Autopsieergebnis vom 25.6. zeigt Abb. 31 : In allen fünf Gruppen liegen die Ovariengewichte und die Höhe der Drüsenschicht des Oviduktes auf dem Niveau nicht reproduktiver Tiere. In fast allen Ovarien finden sich atretische Follikel.

Die Untersuchung vom 25.7. bei den restlichen fünf Tieren jeder Gruppe ergab ein kaum verändertes Bild (Abb. 31). Der hohe Durchschnittswert der Ovariengewichte in der Gruppe RW 12 ist auf den herausragenden Wert nur eines Tieres zurückzuführen bei dem die Vitellogenese im Juli noch fortdauerte. Im histologischen Bild zeigen die Dotterfollikel dieses Tieres jedoch deutliche Anzeichen der Atresie. Alle anderen Tiere weisen nur praevitellogenetische Follikel auf. Mittlere und kleine atretische Follikel sind noch in vielen Ovarien sichtbar. Das letzte Gelege in dieser Versuchsreihe wurde am 29.6. bei der Gruppe RW 14 gefunden.

Bei konstant hohen Temperaturen (30°C) hört in den verschiedenen Licht-Dunkelwechseln die Fortpflanzungsaktivität der Ovarien und Ovidukte sehr rasch auf, bei 48 von 50 Tieren bereits am 25.6. innerhalb von 4 Wochen, was mit den Vorgängen in der Regressionsphase bei männlichen Ruineneidechsen im Einklang steht (Fischer 1970 c).

Zu 3:

Parallel zur Gruppe RW 16 bei 30°C wurden 11 Weibchen in der Gr. RK 16 bei 16°C ± 1°C unter sonst gleichen Bedingungen gehalten (Abb. 32). Nach vier Wochen finden sich in den Ovarien von vier der fünf autopsierten Weibchen große vitellogenetische Follikel. Das Ovidukt zeigt eine hohe, sekretorisch Aktivität. Bei einem Weibchen erfolgte Ovulation und Eiablage.

Nach weiteren vier Wochen zeigen die Fortpflanzungsorgane bei fünf von sechs Weibchen weiterhin reproduktive Aktivität (Stadium III). Ovariengewichte, Follikeldurchmesser und Drüsenepithelschicht weisen entsprechend hohe Durchschnittswerte auf (Abb. 33). Anzeichen von Atresie sind bei den großen vitellogenetischen Follikeln nicht erkennbar. In dieser Gruppe hatte ein Weibchen Ende Juni Eier abgelegt, ein weiteres Gelege reifte aber nicht heran.

Das Einsetzen der Regression konnte somit in einem Temperaturbereich von 16°C bis zum Versuchsende am 25.7. verhindert werden.

Experiment II:

Der Einfluß von Photoperiode und Temperatur auf Weibchen in den reproduktiven Stadien III und IV soll im folgenden näher untersucht werden. Durch Kombination der Photoperioden LD 8:16, LD 12:12 und LD 18:6 bei drei verschiedenen Temperaturen 12°C, 18°C und 30°C ergaben sich neun Gruppen zu je sieben Eidechsen. Sie wurden vom 1. Juni an bis Anfang September in 3 bis 4-wöchigem Abstand laparotomiert.

Es zeigte sich eine deutliche Abhängigkeit des Fortpflanzungszustandes von der Temperatur; ein photoperiodischer Einfluß war dagegen wiederum nicht nachweisbar. Die Untersuchungsergebnisse sind im einzelnen dargestellt in Abb. 34-36. Bei den Tieren aus den 12 °C-Gruppen war durch die niedrige Temperatur die allgemeine Aktivität der Tiere stark reduziert, dennoch magerten die Tiere infolge nahezu völlig eingestellter Nahrungsaufnahme erheblich ab. Sehr viele starben vor Versuchsende. Der

vitellogenetische Prozeß stagnierte; in keinem Fall konnte eine Durchmesserzunahme eines Follikels um mehr als 1 mm beobachtet werden. Die zur Ovulation bestimmten Follikel wiesen bis auf eine Ausnahme (Tier 9) nach drei Monaten im September makroskopisch erkennbare Anzeichen der Atresie auf. Die Follikel werden wässrig, glasig und schlaff. Weibchen, die Eier in den Ovidukten hatten, legten diese im allgemeinen bei 12°C nicht ab. Eine Ausnahme hiervon macht Tier 2 im LD 6:18, das wahrscheinlich zu Versuchsbeginn bereits so kurz vor der Eiablage stand, daß dieser Vorgang auch durch niedrige Temperatur nicht mehr aufgehalten werden konnte. Eine Besonderheit zeigt sich bei Tier 4 dieser Gruppe: 35 Tage nach Versuchsbeginn wurden nur die Eier eines Ovidukts abgelegt, die des anderen wurden 20 Tage später bei der Autopsie noch vorgefunden.

Bei 18°C ging in allen drei Photoperioden Stadium IV spätestens nach 33 Tagen in Stadium V über. Danach verblieb das Fortpflanzungssystem auf dem Niveau von Stadium II oder I. Bei drei von sechs Weibchen im Stadium III fand Ovulation und Eiablage bis Mitte Juli statt. Die vitellogenetischen Follikel der anderen drei Tiere wurden atretisch, ebenso wie die des Tieres Nr. 2 im LD 12:12, bei dem nach der Eiablage noch ein weiterer Eizyklus begonnen hatte.

Bei 30°C legten alle Weibchen im Stadium IV ihre Eier innerhalb von 15 Tagen ab. Vom Stadium III aus erfolgten Ovulation und Eiablage bei allen Tieren bis Anfang Juli. Mitte Juli wird kein Tier mehr in einem reproduktiven Zustand angetroffen. Bei dieser Temperatur erfolgte die Regression rascher und vollständiger als bei 18°C.

Experiment III:

Ruineneidechsen-Weibchen in verschiedenen Reproduktionsstadien wurden am 28.5. in eine Temperatur von 20°C bei Photoperioden von LD 2:22, LD 6:18, LD 16:8 und LL, sowie in eine Temperatur von 30°C bei einem LD 2:22, LD 6:18 und LL gebracht. In ca. 4-wöchentlichen Abständen und nach jeder Eiablage wurden die Tiere laparotomiert. Die Untersuchung der Tiere wurde bis Oktober durchgeführt.

Den individuellen Verlauf der Fortpflanzung und das Einsetzen der Regression bei 20°C geben Abb. 37 und Abb.38 wieder: Weibchen in vergleichbarem Fortpflanzungszustand zu Versuchsbeginn reagierten in den verschiedenen Photoperioden wiederum sehr ähnlich. Vom Reproduktionsstadium IV aus erfolgte das Absetzen der Eier bei allen Weibchen bis 24.6.. Differenzierter verhielten sich die Tiere des Stadiums III: Bei vier von sieben Weibchen setzte sich der Follikelreifungsprozeß weiter fort bis zur Eiablage. Bei drei Tieren wurden die vitellogenetischen Follikel atretisch. Das gilt auch für Tier 43 im LL und Tier 41 im LD 2:22, die nach der Eiablage gleich wieder vitellogenetische Follikel aufwiesen. Bei zehn von elf Weibchen, die sich zu Versuchsbeginn im Stadium I und II befanden, setzte keine Vitellogenese mehr ein. Nur bei Tier 77 im LL begann ein neuer Vitellogenesezyklus, der mit der Eiablage am 25.6. abschloß. Bei zwei Tieren im LD 16:8 erreichten die größten Follikel nach vorausgegangener Eiablage zwar das Stadium der Vitellogenese, wurden später jedoch wieder atretisch.

Die Veränderungen im Fortpflanzungszustand bei 30°C sind im einzelnen dargestellt in Abb. 39 und 40.

Bei dieser Temperatur benötigen die Tiere bei allen drei Photoperioden zum Ablegen der Ovidukteier wesentlich kürzere Zeit als bei 20°C. Die Weibchen mit vitellogenetischen Follikeln reagieren in allen drei Licht-Dunkelzyklen ähnlich: Bei jeweils zwei Tieren reiften die Follikel zur Ovulation heran und wurden abgelegt; bei jeweils einem Tier hörte die weitere Dottereinlagerung auf und die Follikel degenerierten. Befanden sich die Weibchen zu Versuchsbeginn im Stadium I oder II, so setzte erneute Vitellogenese nicht mehr ein. Besonders reproduktiv zeigten sich drei Tiere im LL und ein Tier im LD 6:18. Nach dem Ablegen von Eiern Anfang Juni produzierten sie 3 bis 4 Wochen später nochmals je ein Gelege. Die Follikel entwickelten sich hierbei bei den Tieren im LL von Stadium I und II aus. Bereits im August geht die Fortpflanzungsaktivität bei allen Tieren bei 30°C auf Stadium I zurück, während bei 20°C Stadium II noch vorherrschte.

4. DISKUSSION

4.1. Fortpflanzungszyklus weiblicher Ruineneidechsen

Der Fortpflanzungszyklus der weiblichen Ruineneidechse Lacerta sic. camp. gleicht demjenigen anderer Reptilien-Arten der gemäßigten Breiten (Asplund und Lowe 1964, Blount 1929, Filosa 1973, Rollinat 1934, Saint-Girons und Duguy 1971). Einer relativ kurzen Fortpflanzungsphase im Frühjahr und Sommer folgt eine lange Zeit der Gonadenruhe im Spätsommer, Herbst und Winter. Die Vitellogenese setzt erst im nächsten Frühjahr, etwa 3 bis 6 Wochen vor der Ovulation, wieder ein (praenuptialer Fortpflanzungstyp). Einen anderen Fortpflanzungstyp repräsentieren der neuseeländische Gecko Hoplodactylus maculatus (Boyd 1940), die amerikanische Klapperschlange Crotalis atrox (Tinkle 1962) und die Schildkrötenart Terrapene carolina (Altland 1951). Hier erfolgt die Vitellogenese gleich nach Beendigung der Reproduktionsphase und große Dotterfollikel überwintern im Ovar (postnuptialer Fortpflanzungstyp). Zwei Propagationsperioden in einem Jahr, eine im Frühjahr mit mehreren aufeinanderfolgenden Eiablagen und eine zweite im Herbst mit einer oder zwei Eiablagen finden sich bei der in der Sahara vorkommenden Art Acanthodactylus pardalis (Kehl 1944), wobei eine äußere Notwendigkeit hierfür nicht ersichtlich ist. Eine Jahresperiodik der Fortpflanzung kann aber auch völlig fehlen, wie dies z.B. bei drei Hausgecko-Arten auf Java der Fall zu sein scheint. Bei Freilandfängen fand Church (1962) zu allen Jahreszeiten einen gewissen Prozentsatz der Weibchen in der Population trächtig. Da aber Angaben über die Dauer von Individualzyklen fehlen, kann hier auch eine endogene Steuerung zugrunde liegen, und die Individuen folgen ihrer eigenen

endogenen Fortpflanzungsperiodik, wobei die Population als Ganzes nicht synchronisiert ist. Daneben liegen aber auch aus den Tropen Berichte über einen synchronisierten Verlauf der Jahresperiodik innerhalb der Population vor (Baker 1947, Daniel 1960, Gorman und Licht 1974). Regen- und Trockenzeiten scheinen hier als Zeitgeber zu dienen.

Im Fortpflanzungszyklus weiblicher Ruineneidechsen können ebenso wie bei der männlichen (Fischer 1968 b) drei Phasen unterschieden werden:

1. die progressive Phase (Januar bis Juli); in ihr läßt sich das Fortpflanzungssystem durch Photoperiode und Temperatur stimulieren. Unter natürlichen Verhältnissen bleibt es jedoch infolge der niedrigen Umgebungstemperaturen in den Wintermonaten noch inaktiv. Im März/April bei erhöhten Temperaturen beginnen die größten Oozyten im Ovar durch Einlagerung von Dotter rapide zu wachsen, es folgen Ovulation und Eiablage. Dieser Vorgang kann sich mehrfach wiederholen.
2. Im Juli / August setzt die Regressionsphase ein, die Fortpflanzungsaktivität erlischt, Dotterfollikel werden nicht mehr gebildet und noch vorhandene unterliegen der Atresie.
3. In der sich anschließenden Refraktärperiode (August-Dezember/Januar) befinden sich die Fortpflanzungsorgane im Ruhezustand und enthalten nur praevitellogenetische Follikel. Die Tiere sprechen auf exogene Stimulierung nicht an.

Männlicher und weiblicher Fortpflanzungszyklus sind gut miteinander synchronisiert. Der Höhepunkt der Fortpflanzungsaktivität fällt übereinstimmend in die Monate April und Mai (Fischer 1968 a).

Die Anzahl der Gelege, die ein Weibchen in der Fortpflanzungszeit hervorbringt ist nicht genau bekannt. Unter Laborbedingungen konnten bei Frischfängen vom Mai noch 2 Eiablagen beobachtet werden, davor dürfte aber in den meisten Fällen schon ein Gelege abgesetzt worden sein. Für die nahe verwandte, süditalienische Art Lacerta serpa gibt Kramer (1946) die jährliche Gelegezahl mit fünf an. Als mittlere Eizahl pro Gelege bestimmte er 4,8. Bei der Ruineneidechse errechnet sich aus 93 Gelegen eine durchschnittliche Eizahl von 4,3.

4.2. Physiologie der Refraktärperiode

Seit Riley (1936) entdeckte, daß Haussperlinge (Passer domesticus) im Spätsommer durch künstlich verlängerte Tageslänge nicht in Fortpflanzungsstimmung gebracht werden können, ist dieses Phänomen in ähnlicher Weise bei einer Vielzahl von Wirbeltieren, vor allem bei Vögeln (Übersichten: Aschoff 1955, Burger 1949, Farner und Lewis 1971, Immelmann 1967, van Tienhoven und Planck 1973) und Fischen (Harrington 1959, De Vlaming 1972, Yoshioka 1966) experimentell bestätigt worden.
Eine solche Zeitspanne in der der Organismus auf die artspezifischen Umweltfaktoren, die zu anderer Zeit zu einer Stimulation der Gonaden führen, nicht reagiert, wird als Refraktärperiode bezeichnet. Ihre Funktion kann darin gesehen werden, daß sie weitere Reifungszyklen der Gonaden, die unter den meist noch für längere Zeit unverändert günstigen Außenbedingungen durchaus möglich wären, verhindert. Durch Blockierung der Gonadenaktivität werden zudem andere physiologisch wichtige Prozesse ermöglicht. So kann die Ruineneidechse sich in dieser Zeit für die Winterruhe ein ausreichendes Fettdepot zulegen. Vögel nutzen diese Zeit zur Mauser.
Die in den Fettkörpern gespeicherten Energiereserven sind nach dem Erwachen der Eidechsen aus der Winterstarre besonders für die Fortpflanzungsprozesse von Bedeutung. Ihr Abbau ermöglicht bereits im zeitigen Frühjahr bei noch mangelndem Nahrungsangebot einen vorteilhaft frühen Beginn der Reproduktionsphase (Spermiohistogenese, Vitellogenese).

Die Refraktärperiode zeigt sich unter natürlichen Verhältnissen, angepaßt an Lebensraum und -umstände, von artspezifischer Länge. Sie endet dann erst, wenn die Außenbedingungen sich so-

weit verändert haben, daß eine Stimulierung des Fortpflanzungssystems nicht mehr zu befürchten ist. So reicht sie bei Arten der gemäßigten Breiten mit primär photoperiodisch gesteuerter Fortpflanzungsperiodik gerade solange, bis die Tage im Herbst zur Anregung des Gonadenwachstums zu kurz sind (z.B. Farner und Mewald 1955, Miller 1948, 1954, Schildmacher 1938, Wolfson 1952). Zugvögel, die beim Überqueren des Äquators wieder dem Einfluß zunehmender Tageslängen ausgesetzt sind, schützen sich durch eine entsprechend längere Refraktärzeit (z.B. Annan 1959, Engels 1963, van Oordt 1959). Dagegen ist es für Vögel arider Klimate günstiger, eine möglichst kurze Refraktärzeit zu besitzen, damit die den unregelmäßigen Regenperioden stets folgende Verbesserung der Lebensbedingungen sofort wieder für eine Brut genutzt werden kann (Disney, Lofts und Marshall 1959, Immelmann 1963, Lofts 1962). Für Bewohner tropischer Gebiete sind die Fortpflanzungsbedingungen oft das ganze Jahr über unverändert günstig. Damit entfallen exogene Gründe für eine Refraktärperiode, und dementsprechend finden wir auch extrem kurze oder gar keine Refraktärzeiten (Reptilien: Church 1962, Fitch 1970, Inger und Greenberg 1966, Licht und Gorman 1970; Vögel: Stonehouse 1962).

Bei Reptilien der gemäßigten Breiten ist von Freilanduntersuchungen bekannt, daß während der kalten Jahreszeit in den Jahresgang der Fortpflanzung eine sexuelle Ruhephase eingeschaltet ist (z.B. Filosa 1973, Miller 1951, Regamey 1935). Daß in dieser Ruhephase das Fortpflanzungssystem sich refraktär gegenüber im Frühjahr und Sommer stimulierenden Reizen verhält, wurde erst in jüngster Zeit bei bisher 5 Arten experimentell nachgewiesen: Lacerta sic. camp. ♂ (Fischer 1968b), Lacerta sic. sic. ♂ (Licht et al. 1969), Lacerta sic. sic. ♀ (Botte et al. 1976), Lacerta muralis ♂ (Licht et al. 1969).

Anolis carolisensis ♀ (Licht 1973), Sceloporus undulatus ♀ (Marion 1970), Uta stansburiana ♀ (Tinkle und Irwin 1965). Die Befunde von Bartholomew (1950, 1953) an den Weibchen der Nachteidechse Xantusia vigilis deuten bei dieser in nordamerikanischen Wüstengebieten vorkommenden Art ebenfalls auf das Vorhandensein einer Refraktärperiode hin; denn auch hier vermochten lange Photoperioden und hohe Temperaturen im Herbst und Winter keine Vitellogenese der Ovarien hervorzurufen.

Dauer und Intensität der Refraktärperiode erweisen sich bei den bisher untersuchten Reptilienarten der gemäßigten Breiten recht unterschiedlich ausgeprägt, obwohl die grobklimatischen Bedingungen vergleichbar sind. Bei den Weibchen von Uta stansburian (Tinkle und Irwin 1965), Sceloporus undulatus (Marion 1970) währt der Refraktärzustand etwa vier Monate, bei Lacerta sicula sicula dagegen sechs bis sieben (Botte et al. 1976). Männliche Lacerta sic. camp. (Fischer 1968b) und Lacerta muralis (Licht et al. 1969) bleiben unter natürlichen Verhältnissen ungefähr 5 bis 6 Monate refraktär. Geschlechtsspezifische Unterschiede im Refraktärverhalten stellten Licht (1973) bei Anolis carolinensis und Bartholomew (1950, 1953) bei Xantusia vigilis fest. Die Refraktärperiode der Anolis-Weibchen dauert zwei Monate, die Männchen sind dagegen zu ununterbrochener Fortpflanzungstätigkeit fähig. Bei Xantusia vigilis werden die Männchen im Herbst und Winter wieder fortpflanzungsfähig, die Weibchen zeigen zu dieser Zeit auf gleiche Stimulierungsbedingungen nur eine begrenzte Gonadenreaktion (keine Vitellogenese). Auch bei der Ruineneidechse Lacerta sic. camp. ergeben sich in dieser Hinsicht Unterschiede zwischen den Geschlechtern. Die Refraktärperiode

der Männchen endet natürlicherweise zwischen Oktober und Dezember, sie sind dann wieder stimulierbar (Fischer 1974). Wurden Weibchen im Spätsommer und Herbst aus natürlichen Verhältnissen oder standardisierten Winterruhebedingungen in stimulierende Kombinationen von Photoperiode und Temperatur gebracht, wie z.B. in einen acht-, vierzehn-, sechzehn Stundentag bei 30°C oder einen acht-, vierzehn-, achtzehn Stundentag sowie Dauerlicht bei 25°C, so vermochte keine dieser Reizkonstellationen eine vorzeitige vitellogenetische Aktivität hervorzurufen. Das zeigt, die Tiere befanden sich zu dieser Zeit in einem noch refraktären Zustand. In allen Versuchen zur Vorverlegung der Gonadenaktivität reagierte das HHG-System der Weibchen nach der Regression der Ovarien im Juli/August frühestens wieder ab Mitte Dezember auf hohe Temperatur und Langtag. Große vitellogenetische Follikel finden sich in diesem Falle Ende Januar/Anfang Februar.

Die lange Refraktärzeit der Weibchen könnte als notwendige Schutzmaßnahme gegenüber hohen stimulierenden Temperaturen im Herbst gedeutet werden; denn nicht selten werden selbst im November in Bologna, dem Herkunftsort der Tiere, noch Tageshöchsttemperaturen um und über 20°C gemessen, so daß die physiologischen Voraussetzungen für ein unzeitgemäßes Ovarienwachstum durchaus bis Ende November gegeben wären. In diese Vorstellung fügt sich gut ein, daß im milderen Winterklima Neapels die Refraktärperiode bei den Weibchen der süditalienischen Ruineneidechse Lacerta sic. sic. bis Januar/Februar (Botte et al. 1976) und damit 4 Wochen länger als bei der nördlicher verbreiteten Unterart Lacerta sic. camp. dauert. Für männliche Lacerta sic. camp. besteht dagegen die Ge-

fahr einer verfrühten Stimulation durch zu hohe herbstliche Temperaturen nicht, da ihr Fortpflanzungsbeginn vornehmlich photoperiodisch gesteuert wird (Fischer 1968c), die Photoperioden nehmen aber im Herbst stetig ab, so daß hier eine kürzere Refraktärzeit bereits von ausreichender Schutzfunktion ist.

Lacerta sic. camp.-Weibchen sprechen ebenso wie die Männchen (Fischer 1968b) um so besser wieder auf lange Tageslängen und hohe Temperaturen an, je länger ihre Verweildauer unter Winterruhebedingungen ist und damit je näher der Zeitpunkt des natürlichen Fortpflanzungsbeginns heranrückt.

Verblieben sie nur bis zum 1. November in Winterruhebedingungen (DD/5°C), so reagierte nach 35 und 70 Tagen noch kein Tier (Serie PIa und PIb, Tabelle 8, S. 46). Nach einer Winterruhe bis zum 15. Dezember ließen sich in 35 Tagen 3,4% und in 70 Tagen 20 % der Weibchen stimulieren (Serie PIIa und PIIb, Tabelle 8, S. 46). Hielten die Winterruhebedingungen jedoch bis zum 1. Februar an, so zeigten nach 35 Tagen 60 % der Weibchen eine positive Antwort (Serie PIIIa, Tabelle 8, S.46). In einem anderen Experiment wirkte sich bei den Gruppen $IIIb_2$ vom 15. Dezember (Abb. 14) und IVa_2 vom 15, Januar (Abb.14) schon eine nur 4-wöchige Verlängerung der Winterruhebedingungen (DD/10°C) gegenüber den jeweils entsprechenden Gruppen IIb_2 (Abb. 15) und $IIIa_2$ (Abb. 15) vom Vormonat sehr drastisch aus. Die Stimulierungsrate konnte hierdurch von 0 auf 100 % gesteigert werden. Es scheint hier eine Überwinterungstemperatur von 10°C die Regenerationsvorgänge im HHG-System besonders zu fördern. In anderen Experimenten war die Wirkung einer etwas erhöhten Überwinterungstemperatur jedoch nicht derart unterschiedlich gegenüber 5°C, so daß die Frage nach der optimal reaktivierenden Temperatur noch offen bleiben muß.

Die Photoperiode spielt für die Reaktivierung des HHG-Systems eine nur untergeordnete Rolle. Der fördernde Einfluß niedriger Temperaturen ließ sich im DD (Tabelle 14, S.58) in einem LD 8:16 (Tabelle 7, S.43) sowie in einem LD 16:8 (Tabelle 3, S. 60) nachweisen, so daß ihr die primär reaktivierende Wirkung zuzusprechen ist. Zu ganz ähnlichen Ergebnissen kam Fischer (1968b, 1970b, 1974) bei der männlichen Ruineneidechse. Auch er fand in der niedrigen Temperatur den am weitaus stärksten auf das HHG-System reaktivierend wirkenden Faktor.

Die Bedeutung der niedrigen Temperatur für die Wiederherstellung der Reaktionsbereitschaft des HHG-Systems wird deutlich, wenn Ruineneidechsen im Spätsommer, Herbst und Winter im Vergleich dazu bei hohen Temperaturen gehalten werden. Während nach einer Vorbehandlung mit 12°C bei einem LD 8:16 in der Zeit vom 15. Oktober bis 31. Dezember die Stimulierungsrate der Weibchen 6 Wochen später bei 45 % liegt, zeigen nach 30°C Vorbehandlung nur 13,3 % eine positive Antwort (Tabelle 7, S.43). Auch nach insgesamt 15 Wochen Stimulierungszeit (Ende April) ist ein Unterschied zwischen diesen beiden Gruppen noch deutlich auszumachen. Im ersten Fall wurde eine Stimulationsrate von 78,7 % erzielt, im zweiten von 45 % (Tabelle 7, S.43). Noch eindrucksvoller zeigte sich die reaktivierende Wirkung der niedrigen Temperatur, wenn bei in konstant hoher Temperatur gehaltenen Weibchen im März eine 5-wöchige Kälteperiode eingeschaltet wurde. Hierdurch konnte die bestehende Fortpflanzungshemmung bei allen Versuchstieren behoben werden, während sie bei den nicht kältebehandelten Tieren zum überwiegenden Teil weiterhin bestehen blieb (Tabelle 3, S. 60).

Aus diesen und anderen Experimenten, in denen Weibchen in konstant hoher Temperatur gehalten wurden und dennoch zu einer positiven Fortpflanzungsreaktion fähig waren, ergibt sich eindeutig, daß niedrige Temperaturen nicht als der für die Reaktivierung des HHG-Systems allein verantwortliche Faktor gelten kann. Damit liegt der Schluß nahe, daß endogene Mechanismen die Regenerationsvorgänge mitsteuern. Die gesteigerte Antwortbereitschaft weiblicher Lacerta sic. camp. nach einer Behandlung mit niedrigerer Temperatur im Spätherbst und Winter könnte daraus resultieren, daß niedrige Temperaturen für das Ablaufen endogener Regenerationsprozesse besonders günstige Voraussetzungen schafft (permissive conditions).

Bei einem Vergleich der verschiedenen Experimente zur Vorverlegung der Ovarienaktivität fällt auf, daß offensichtlich nicht die Zeitdauer des Aufenthaltes bei niedriger Temperatur entscheidend ist, sondern daß dieser während einer bestimmten Zyklusphase, nämlich gegen Ende der Refraktärperiode stattfinden muß. So reichte beispielsweise ein 4-monatiges Verweilen bei niedriger Temperatur in der Zeit von Anfang Juli bis Ende Oktober nicht aus, die Antwortbereitschaft des HHG-Systems soweit zu steigern, daß eine Gonadenreaktion wieder auslösbar wurde. Dies gelang jedoch nach einem 2-monatigen Aufenthalt bei $10^{\circ}C$ von Mitte Oktober bis Mitte Dezember (Abb. 14) und Ende Februar erwiesen sich schon 5 Wochen bei dieser Temperatur von ausreichender Dauer (Tabelle 3, S.60). Das Ende der Refraktärphase fällt gerade in die Monate mit den tiefsten Monatsmitteltemperaturen in der natürlichen Umgebung. Wenn die Tiere im Frühjahr aus der Winterstarre erwachen, ist ihr Fortpflanzungssystem vollständig reaktiviert, so daß es auf die wärmer werdenden Tage sofort wieder ansprechen kann.

In der Intensität der Refraktärperiode unterscheiden sich männliche und weibliche Lacerta sic. camp. ganz bedeutsam. Bei den Männchen gelang es Fischer (1968b, 1970b) den Refraktärzustand durch experimentelle Beeinflussung vorzeitig zu beenden, indem er sie ab Mitte Juli 6 Wochen lang bei einer Temperatur von 5 bis 6°C hielt. Im September reichte bereits ein 14-tägiger Aufenthalt bei 5 bis 6°C aus, um das HHG-System zu reaktivieren, so daß Fischer hier von einer besonders kälteempfindlichen Phase spricht. Eine weitere Möglichkeit die Reaktionsbereitschaft der Männchen wieder herzustellen, besteht darin, sie einem mindestens 8-wöchigen Kurztag auszusetzen, wobei die Temperatur sogar sommerlich hoch belassen werden kann. Bei der männlichen Ruineneidechse wird die Länge der Refraktärperiode von zwei exogenen Faktoren gesteuert. Der primär reaktivierende Faktor ist die Haltungstemperatur, der sekundär reaktivierende der Kurztag.

Bei den Weibchen führen dagegen alle in dieser Richtung mit verschiedenen Kombinationen von Photoperiode und Temperatur unternommenen Versuche zu keinem vorzeitigen Durchbrechen der Refraktärperiode (s. Kap. 3. 2. 3.). Es besteht auch keine kältesensible Phase im September/Oktober. Zu dieser Zeit sind die Regenerationsvorgänge noch nicht so weit vorangeschritten, daß eine Stimulierung durch exogene Reize wieder möglich wäre. Selbst bei Kombinationen der beiden bei Männchen wirksamen Faktoren niedrige Temperatur und Kurztag läßt sich nach 3 oder 4-monatiger Einwirkungszeit noch keine ausreichende Reaktivierung herbeiführen. Die Refraktärperiode der Weibchen erweist sich damit als wesentlich stärker ausgeprägt als die der Männchen. Bei der Refraktärperiode der Weibchen können zwei Phasen unterschieden werden. Die erste Phase, die etwa bis Ende Oktober und wohl noch darüber hinaus geht, scheint Umwelt unab-

hängig zu sein. In ihr blieben Photoperiode und Temperatur ohne erkennbaren reaktivierenden Einfluß. Dieser Teil der Refraktärperiode ist starr endogen festgelegt. Die sich anschließende zweite Phase stellt eine Übergangsperiode zur progressiven Phase dar. Sie ist exogen beeinflußbar, und in ihr erfahren die Regenerationsvorgänge durch niedrige Temperatur eine besondere Förderung. Mit der dadurch abnehmenden Refraktivität des HHG-Systems steigert sich seine Empfindlichkeit gegenüber stimulierenden Umweltreizen. Im anfänglich noch relativ refraktären Zustand sind stärkere Reize erforderlich als zu einem späteren Zeitpunkt. So wirken bei Anolis carolinensis im November hohe Temperaturen nur in Verbindung mit Langtag stimulierend, im Januar dagegen kann die gleiche Wirkung allein durch hohe Temperatur erzielt werden (Licht 1973). Bei der männlichen Ruineneidechse fand Fischer (1968b, 1974), daß mit Erreichen eines bestimmten Grades der Regeneration das HHG-System zunächst nur auf lange Lichtzeiten bei hohen Temperaturen wieder reagiert. Mit voranschreitender Regeneration verschiebt sich dann die optimal wirksame Photoperiode von einem LD 16:8 im November zu immer kürzeren Lichtzeiten hin bis auf einen LD 8:16 im Mai. Die Befunde bei Weibchen lassen dagegen Unterschiede in der Stimulierbarkeit durch verschiedene Photoperioden mit zunehmender Regeneration nicht erkennen (s. Kap.3.3.1). Dagegen besteht bei ihnen die Möglichkeit eine noch zu geringe endogene Reaktionsbereitschaft durch eine verlängerte Stimulierungszeit auszugleichen. Während am 15. Dezember 4 Wochen hoher Temperaturen und Langtag nicht ausreichten, vitellogenetische Aktivität der Ovarien hervorzurufen (Gr. $IIIa_2$ in Abb. 14), so gelang dies dann jedoch, wenn die Tiere für 2-3 weitere Wochen

in dieser Reizkombination (Gr. $IIIb_2$ in Abb. 15) verblieben. Bei den Serien PIIa (Tabelle 10, S. 49) und PIIb (Tabelle 13, S. 54) führte eine Verdoppelung der Stimulierungsdauer zu einer Steigerung der Stimulierungsrate von 4 auf 20 %. Eine Zunahme der Anzahl der positiv reagierenden Weibchen mit verlängerter Stimulierungsdauer zeigt auch ein Vergleich der Befunde vom 15.2. (Abb. 27), 15.3. (Abb. 28) und 25.4. (Abb. 29). Die in derartigen Experimenten zunehmende Stimulierungsrate darf jedoch nicht allein auf zeitliche Reizsummation der wirksamen, exogenen Faktoren zurückgeführt werden, da mit voranschreitender Zeit stets auch die endogene Reaktionsbereitschaft wächst (Fischer 1974).

Die von Fischer (1968c) für die männliche Ruineneidechse entwickelte Vorstellung, daß es im Verlauf der Regenerations- und Progressionsphase zur Kumulierung endogener Reaktionsbereitschaft kommt, ist grundsätzlich auch auf die weibliche Ruineneidechse übertragbar. Nur das Ausmaß in dem die endogene Komponente sich durchzusetzen vermag, ist geschlechtsspezifisch unterschiedlich. So tritt bei Männchen selbst bei Temperaturen von 5 bis 6 °C und DD die spermiohistogenetische Aktivität etwa zu Beginn der natürlichen Fortpflanzungszeit auf. Bei Weibchen setzt unter diesen Bedingungen vitellogenetische Aktivität bis Versuchsende Mitte Juni nicht ein (Abb. 20). In diesem Fall lassen sich die unterschiedlichen Reaktionen aber bereits auf die verschiedene Temperaturabhängigkeit der betrachteten peripheren Reproduktionsvorgänge zurückführen. Wird nicht die Spermiogenese, sondern die Nebenhodenaktivität als Parameter herangezogen, so zeigt sich auf diesem Niveau, daß die endogene Komponente, die durch die Kälte gesetzte Hemmung ebenfalls nicht zu durchbrechen vermag.

Ähnliche Beziehungen ergeben sich, wenn man das Durchsetzungsvermögen der endogenen Komponente für die verschiedenen Fortpflanzungsvorgänge bei hoher Temperatur betrachtet. Durch hohe Temperaturen von der Refraktärperiode an lassen sich die Reproduktionsvorgänge bei Männchen und Weibchen in unterschiedlichem Ausmaße hemmen. Bei Männchen geht die Refraktärperiode in einem LD 14:10 bei 30°C, ab August, September oder Oktober angeboten, zwar später als im Normalfall zu Ende, eine Verzögerung der spermiohistogenetischen Aktivität gegenüber ihrem Auftreten unter natürlichen Bedingungen fand aber nicht oder in geringem Umfang statt (Fischer 1970a). Bei den Weibchen dagegen werden in einer gleichen Versuchsreihe ab Oktober in der Zeit von März bis August nur 4 von 29 Weibchen reproduktiv (Abb. 19). Die durch die hohe Temperatur und den Langtag hervorgerufene Hemmung wirkt sich bei den Weibchen wesentlich stärker aus. Bei den Männchen fanden Fischer und Ewald (1972) einen ähnlich massiven Block im HHG-System erst bei zunehmend längeren Photoperioden (LD 16:8 und LD 18:6). Völlig überraschend schlägt diese Hemmung dann aber in einem LD 20:4, im LL und auch in extrem kurzen Lichtzeiten in eine starke Förderung der Reaktivierungsvorgänge um, so daß die Spermiohistogenese verfrüht im Winter wieder einsetzt. Bei den Weibchen trat dagegen, obwohl die entsprechende Versuchsreihe erst gegen Ende der Refraktärperiode im November begann (Tabelle 6, S.41), im LL bei hoher Temperatur (25°C) bis zum Oktober des nächsten Jahres Vitellogenese nur bei 2 von 7 Weibchen auf. In einer anderen Versuchsreihe wurden in einem Langtag LD 16:8 bei 30°C in der Zeit vom 15.7. bis 10.5. folgenden Jahres ebenfalls nur 2 der 12 Weibchen reproduktiv angetroffen (Tabelle 3, S.60). Eine ganz ähnliche Temperaturabhängigkeit in der Dauer der Refraktärphase fand Licht (1973) bei Anolis carolinensis-

Weibchen. Im Langtag bei 32°C ab September blieben die Tiere zum überwiegenden Teil bis zum Ende des Experimentes im Juli refraktär. In einem LD 8:16 von Mitte Oktober an bei hoher Temperatur (30°C) nimmt bei Lacerta sic. camp. -Weibchen die Hemmung mit zunehmender Versuchsdauer ab. Wie Tabelle 5, (S.39) zeigt, legten von 7 Versuchstieren bis zum Ende der natürlichen Fortpflanzungszeit 4 Tiere Eier ab und 3 erreichten das Stadium der Vitellogenese. In einem weiteren Experiment (Serien W und MW in Abb. 27) wurde versucht, die durch die hohe Temperatur in der Refraktärperiode gesetzte Hemmung durch Verkürzen der Photoperiode ab Januar zu vermindern oder durch Verlängern zu verstärken. Der erwartete Effekt trat jedoch nicht ein, vielmehr reagierten die Weibchen in den beiden Langtaggruppen (LD 14:10 und LD 18:6) im Mittel sogar etwas besser als die Gruppe im extremen Kurztag (LD 2:22); nach 2 Monaten hat sich dieser Unterschied jedoch aufgehoben. Zur einer endgültigen Klärung dieser Frage sind weitere Versuchsreihen erforderlich.

Die Hemmung der Regenerationsvorgänge und damit das Ausbleiben einer Gonadenreaktion läßt sich bei weiblichen Lacerta sic. camp. in erster Linie auf die hohe Temperatur zurückführen. Daneben scheint für die Dauer der Hemmung die Photoperiode eine gewisse Bedeutung zu besitzen. Eine möglicherweise zusätzliche Hemmwirkung durch lange Lichtzeiten, wie sie sich in einigen Experimenten andeutete, wird bei niedriger Haltungstemperatur aber völlig überspielt (Gr. Swk in Tabelle 3, S.60).

Der Sitz, der hier bei Lacerta sic. camp.-Weibchen aufgezeigten Refraktivität des HHG-Systems kann auf verschiedenen Ebenen lokalisiert sein: auf dem Niveau der Ovarien, der Hypophyse, des Hypothalamus oder in noch übergeordneteren Instanzen. Bei Fischen fanden Bullough (1942), Harrington (1957), Ka-

zanskii (1952), Sehgal und Sundararaj (1970) und Vivien (1941), daß Applikation verschiedener Gonadotropine in der Refraktärperiode zu keiner Stimulation des Ovars führte. Bei Vögeln dagegen gelingt es die Ovarien durch Zufuhr gonadotroper Hormone in der Refraktärzeit zu aktivieren (Riley und Witschi 1938; Stetson et al., 1973; Vaugien 1955, 1956). Bei der Ruineneidechse spricht das Ovar in der Refraktärperiode bereits nach wenigen Injektionen von FSH mit voller vitellogenetischer Aktivität an (Tabelle 4, S. 35). Es ist damit als primärer Sitz der Refraktivität auszuschließen.

In neuerer Zeit durchgeführte Untersuchungen an anderen Reptilienarten bestätigen, daß das Ovar in der Refraktärzeit seine Reaktionsfähigkeit gegenüber exogener Gonadotropinzufuhr nicht verliert (Ferguson 1966, Jones 1969, Licht 1970, Licht und Hartree 1971, Callard und Zeigler 1970 und Callard et al. 1972a). Licht (1973) berichtet, daß bei Anolis carolinensis die Reaktion des Ovars auf FSH-Injektion im September und November schwächer ausfällt als im Frühjahr. Dies muß jedoch nicht unbedingt auf einer teilweisen Refraktivität des Ovars beruhen, sondern könnte seine Ursache auch darin haben, daß weitere an der Vitellogenese möglicherweise beteiligte, trope Hormone (z.B. STH) zu dieser Zeit in niedrigerer Konzentration zirkulieren oder daß antigonadal wirkende Substanzen (z.B. Prolaktin, Progesteron) vermehrt vorhanden sind (Callard et al. 1972b).

Über Korrelationen des Entwicklungszustandes der Ovarien und Ovidukte mit dem physiologischen Zustand der Steuerungsstelle (Hypophyse, Hypothalamus oder noch höhere Zentren) ist bei Reptilien sehr wenig bekannt (Marschall 1976, Diss.). Bei Vögeln ergeben sich Zusammenhänge zwischen dem Gonadotropingehalt der Hypophyse und dem Gewicht der Ovarien (King et al. 1966). Der Gehalt an Gonadotropin liegt beim amerikanischen

Ammerfinken Zonotrichia leucophrys gambelii im September, zu Beginn Refraktärzeit dieser Zugvogelart, am niedrigsten im Jahresdurchschnitt. Er verdreifacht sich dann im Laufe des Winters, wobei aber das Gewicht der Ovarien nicht signifikant ansteigt. Aus diesem Befund läßt sich ableiten, daß gonadotrope Hormone in der Refraktärperiode zwar synthetisiert werden, ihre Ausschüttung in das hypophysäre Blutgefäßsystem jedoch unterbleibt. Farner und Follet (1966) stellten bei dieser Zugvogelart unter Kurztagbedingungen, die die Beendigung der Refraktärperiode bewirken, einen Anstieg des GTH-Gehaltes in der Hypophyse fest, ohne daß es schon zu einer Gonadenreifung kam. Haase (1973) hält es nun für möglich, daß Kurztag für die Synthese von GTH und damit für die Reaktivierung des HHG-Systems verantwortlich ist, während Langtag die Ausschüttung der in der Adenohypophyse gespeicherten Gonadotropine bewirkt und somit die Gonadenreaktion in Gang setzt.

Nach dem gegenwärtigen Stand der Untersuchung, besonders an Vögeln, erscheint es als beste Hypothese, den Sitz der Refraktivität in hypothalamischen Kerngebieten, die Gonadotropin-Releasing-Hormone produzieren, oder in deren übergeordneten Instanzen, die über monoaminerge und chlolinerge Mechanismen wirksam werden, zu sehen (Farner und Lewis 1971). Ob die durch die niedrige Temperatur bei weiblichen Ruineneidechsen bewirkte, beschleunigte Regeneration des HHG-Systems in ähnlicher Weise abläuft, wie die bei den Vögeln durch Kurztag entsprechend gesteuerten Vorgänge, muß vorläufig noch offen bleiben. Völlig unklar ist auch noch über welche Strukturen (peripher oder zentral) die Perzeption des Kältereizes erfolgen muß, um Einfluß auf die Steuerung der Sexualvorgänge zu gewinnen.

Daß es durch Einwirkung niedriger Temperaturen sogar zu morphologischen Veränderungen im ZNS kommen kann, berichtet Lacey (1974) bei der Zauneidechse. Er fand zwischen 5 und 32°C reversible Unterschiede in Gestalt und Anzahl der "dendritic spines" im Hippocampus. Boykott und Guillery (1959) berichten über temperaturabhängige Veränderungen an Neuronen des Hippocampus, dessen Beziehungen zu Sexualfunktionen bei höheren Wirbeltieren bekannt sind (Parvizi und Ellendorff 1974).

Einen anderen Ansatzpunkt, die Wirkung niedriger Temperatur zu deuten, bieten die Befunde von Harri (1972) am Frosch, Rana temporaria, und Weiss und Kabisch (1972) am Teichmolch, Triturus vulgaris. Sie fanden, daß der Katecholamingehalt bei 5°C im Herbst höher liegt als bei Temperaturen von 20 oder 25°C im Sommer, so daß eine Produktion und Speicherung dieser Substanzen unter dem Einfluß niedriger Temperatur angenommen werden könnte, die dann für die Synthese von Releasing Hormonen von Bedeutung sind (Campbell und Wolfson 1974). In jüngster Zeit wird diese Korrelation zwischen Temperatur und Katecholamingehalt jedoch bestritten. So konnte Marschall (1976) eine Beziehung zwischen Katecholamingehalt im Nucleus paraventricularis hypothalami und dem Reproduktionszustand bei Reptilien aufzeigen.

Rein äußerlich gleichen die hier bei einem Wirbeltier gefundenen Einflüsse der niedrigen Temperatur auf das Fortpflanzungssystem den Kältewirkungen bei der Insektendiapause (Braune 1971, Müller 1966) und den Vernalisationseffekten bei Pflanzen (Napp-Zinn 1973). Allen drei Vorgängen ist ferner gemein, daß hohe Temperaturen hemmend auf die Reaktivierungsprozesse einwirken und zu einer verlängerten "Ruhephase" führen. Während bei

Insekten und Pflanzen die Analyse des Kälteeinflusses schon sehr vorangetrieben wurde, befindet sich diese für die zentrale Steuerung der Reproduktion bei Wirbeltieren erst in den Anfängen.

4.3. Physiologie der progressiven Phase

Die Progressionsphase folgt auf die Regenerationsphase. Sie ist dadurch gekennzeichnet, daß das HHG-System sich nicht mehr refraktär gegenüber exogener Stimulierung verhält. In ihr finden die Prozesse der Vitellogenese, Ovulation und Eiablage statt. Beginn der Progressionsphase und Ende der Regenerationsphase überschneiden sich teilweise. Der Übergang der einen in die andere Phase kann bei weiblichen Ruineneidechsen und z.B. auch bei Weibchen von *Sceloporus undulatus* (Marion 1970) als ein gradueller Vorgang angesehen werden, wenn man hierfür die mit fortschreitender Jahreszeit zunehmende Anzahl der stimulierbaren Tiere als Maßstab nimmt. Die Tatsache, daß zu Beginn der Progressionsphase stärkere exogene Reize für eine Stimulierung erforderlich sind (Fischer 1968c, Licht 1973) als zu einem späteren Zeitpunkt, bestätigt diese Auffassung. Die zeitliche Ausdehnung dieser noch "relativ" refraktären Übergangsphasen ist stark umweltabhängig. Niedrige Temperaturen wirken beschleunigend, hohe verzögernd. Dies gilt für die hier untersuchte weibliche Ruineneidechse ebenso wie für die von Fischer (1968c) untersuchten männlichen Tiere. Durch geeignete Manipulation in der Regenerationsphase kann besonders bei der männlichen Ruineneidechse der Beginn der Progressionsphase experimentell weit vorverlegt werden (ca. 7 Monate). Bei den Weibchen ist dies bedingt durch eine längere endogen fixierte Refraktärperiode nur um etwa 2 bis 3 Monate möglich.

Die Experimente zur Vorverlegung der Ovarienaktivität in den Winter beweisen, daß bereits vor Beendigung der Winterruhe unter natürlichen Bedingungen eine ausreichend hohe Reaktionsbereitschaft im HHG-System erreicht ist. Die niedrigen Umgebungstemperaturen gestatten jedoch das Einsetzen der Vitellogenese nicht. Das Ausbrechen der Fortpflanzungsaktivität läßt sich bei Lacerta sic. camp.-Weibchen durch Haltung der Tiere bei tiefen Temperaturen bis Mitte Juni völlig unterdrücken (Abb. 20). Anders als die Spermiohistogenese, die bereits bei Temperaturen von 5 bis 6°C erfolgen kann (Fischer 1970a) ist der Prozeß der Vitellogenese in starkem Maße temperaturabhängig. Die Temperaturschwelle für den Beginn vitellogenetischer Aktivität konnte auf den Bereich zwischen 15 und 20°C eingegrenzt werden (Abb. 22). Bei Stimulierung durch Photoperiode und Temperatur nimmt die Vitellogenese bei Temperaturen um 25°C einen optimalen Verlauf (Gr. T 25 Abb. 25).
Bei 30°C ergibt sich, wie ein Vergleich der verschiedenen Experimente bei dieser Temperatur zeigt, ein wechselndes Bild, teils erfolgt beschleunigter Ablauf der Vitellogenese, teils Hemmung. Ähnlich heterogenes Verhalten zeigt sich bei 35°C, bei drei der fünf Weibchen aus der Gruppe T35(Tab. 15, S. 66) bleibt die Vitellogenese gehemmt. Sehr deutlich wird die Hemmung dann bei einer Lufttemperatur von 40°C, der eine mittlere Körpertemperatur von 36°C entspricht, hier wird eine in vollem Gange befindliche Vitellogenese innerhalb von 20 Tagen abgebrochen, und die nahezu ovulationsreifen Follikel degenerieren.

Eine Antwort auf die Frage, ob die hohe Temperatur im hypothalamisch-hypophysären Bereich oder auf peripherem Niveau im Ovar oder in der Leber hemmend eingreift, konnte durch Applikation von exogenem FSH erhalten werden. Es ließ sich zeigen, daß durch Injektionen die Vitellogenese bei Umgebungstemperaturen

von 30, 35 und sogar 40°C induzierbar ist (Tab. 4, S. 35 u. Tab. 17, S. 69. Damit dürfte der primäre Wirkungsort der Hemmung durch die hohe Temperatur im ZNS lokalisiert sein.

Über noch unbekannte Mechanismen kommt es zur Verminderung der endogenen FSH-Sekretion, so daß kein Follikelwachstum mehr möglich ist. Auf einen möglicherweise peripheren Sitz der Hemmung durch die hohe Temperatur deutet hin, daß bei 35 und 40°C (Tabelle 17, S. 69) drei von insgesamt zwölf Weibchen durch FSH-Gaben nicht stimulierbar waren.

Eine andere Art der Fortpflanzungshemmung liegt bei niedrigerer Temperatur vor. Wie sich durch Injektion von FSH bei 15°C zeigen läßt (Abb. 26), sind bei dieser Temperatur die stoffwechselphysiologischen Voraussetzungen für den Beginn der Dotterproduktion nicht gegeben, erst bei einer Temperatur von 20°C kann dieser Prozeß, wenn auch sehr verlangsamt, ablaufen (Abb. 26). Hieraus kann gefolgert werden, daß bei niedrigen Temperaturen die FSH-Rezeptoren oder /und das Enzymsystem der Vitellogenese noch nicht funktionsfähig sind. Diese Frage könnte durch Applikation von exogenen Östrogenen angegangen werden. Somit bliebe selbst bei hohem peripheren Gonadotropingehalt im Winter das Wachstum der Ovarien solange unterdrückt, bis die Tage zum Frühjahr hin wieder wärmer werden.

Diese Ergebnisse decken sich gut mit den Befunden von Licht (1972 a) bei Xantusia vigilis-Weibchen. Bei einer Temperatur von 14°C konnte er nach FSH-Injektionen über 40 Tage hin noch kein Ovarwachstum feststellen, eine positive Reaktion trat hier ebenfalls erst bei 20°C ein.

Die progressive Phase wird bei der weiblichen Ruineneidechse primär durch die Temperatur gesteuert, die Photoperiode scheint eine nur untergeordnete Rolle zu spielen; denn bei so unterschiedlichen Lichtzeiten wie einem LD 18 1/2 : 5 1/2 (Tab. 11,S.51), einem LD 14:10 (Abb. 14), einem LD 8 1/2 : 15 1/2(Tab.11,S.51) und im DD (Tabelle 14,S. 58) ließen sich bei 25°C im Januar/März fast alle Versuchstiere stimulieren. Dieses Ergebnis steht in guter Übereinstimmung zu den Befunden von Tinkle und Irwin (1965) bei Uta stansburiana und von Marion (1970) bei Sceloporus undulatus. Auch sie stellten fest, daß die Temperatur der primäre Stimulus für den Beginn der Fortpflanzungsaktivität bei diesen Reptilienweibchen ist. Diffiziler reagieren Anolis carolinensis-Weibchen (Licht 1973), während im Januar hohe Temperatur allein stimulierend ist, müssen im November hohe Temperatur und Langtag zusammenwirken, um die Ovarien zum Wachsen zu bringen. Bartholomew (1950) erreichte bei Xantusia vigilis eine Verdoppelung der Ovariengewichte durch Erhöhen der natürlichen Photoperiode im Januar/Februar auf einen LD 16:8 bei 19 bis 23°C. Dieser Stimulierungserfolg ist jedoch nicht vergleichbar mit den zuvor beschriebenen, da hier die Antwort noch unterhalb der Schwelle zur Vitellogenese liegt.

Im Unterschied zur weiblichen Ruineneidechse erfolgt die Steuerung der frühen Progressionsphase bei männlichen Ruineneidechsen in erster Linie durch die Photoperiode. Das Auslösen der Spermiohistogenese durch die Photoperiode kann auch durch niedrige Temperaturen nicht verhindert werden (Fischer 1968, 1970a). Zur alleinigen Steuerung der frühen progressiven Phase durch die Temperatur gehen Männchen nur dann über, wenn die Photoperiode im Experiment extrem verkürzt oder verlängert wird;

bei Lichtzeiten von 6 bis 20 Stunden spielt die Photoperiode die dominierende Rolle (Fischer 1968c). Ferner fand Fischer (1968c) bei den Männchen eine Verschiebung der optimal wirksamen Photoperiode mit zunehmendem Zeitverlauf der Progressionsphase von langen zu immer kürzeren Lichtzeiten, abhängig von der endogenen Reaktionslage.

Wie aus den Tab. 10, S. 49 u. 13, S. 54 ersichtlich, tritt bei den ♀♀, die zu dieser Zeit ihre endogene Reaktionsbereitschaft noch nicht vollständig wieder erlangt haben, eine ähnliche Staffelung des Stimulierungsergebnisses in Abhängigkeit von der Länge der Photoperiode nicht auf. Dies ist auch nicht 6 Wochen später bei der Serie PIIIa vom 1.2. der Fall (Tabelle 11, S. 51). Hier reagierten allerdings die drei Kurztaggruppen deutlich besser als die drei Gruppen im Langtag. So könnte auch bei Weibchen eine für die Jahreszeit zu lange Photoperiode von ähnlicher Hemmwirkung sein, wie Fischer (1968c) dies bei männlichen Ruineneidechsen nachwies. Gegen diese Annahme spricht jedoch, daß die stärkste Hemmwirkung nicht in der längsten Photoperiode (LD 18 1/2 : 5 1/2) sondern in einem LD 13 1/2 : 10 1/2 auftrat, und daß sich in einem anderen Experiment (Abb. 14) ein LD 14:10 am 15.1. als noch optimal wirksam erwiesen hatte. Ein weiterer Hinweis auf einen möglichen Einfluß der Photoperiode könnte bei den Serien K und MK (Abb. 27) vom 15.2. vorliegen. Durch Verlängerung der Photoperiode von einem LD 8:16 auf einen LD 14:10 oder einen LD 18:6 ließ sich eine bemerkenswerte Steigerung der Ovarienreaktion erzielen. Schwer fällt es hier aber zu erklären, wieso auch eine Verkürzung der Photoperiode auf einen LD 2:22 zu einer Steigerung der Gonadenantwort führte, die am 15.3. der in den beiden langen Lichtzeiten kaum nachsteht, während im beibehaltenen LD 8:16 eine entsprechende Reaktion erst Ende April zu beobachten war. Bei der Deutung dieser

Versuchsergebnisse muß jedoch berücksichtigt werden, daß eine konstant hohe Temperatur von 30°C bereits von beträchtlicher Hemmwirkung sein kann, wie sich bei den Tieren der Gr. T 30 in (Abb. 22) zeigt. Bei verschiedenen Photoperioden könnte sich eine derartige Hemmung unterschiedlich bemerkbar machen. Wahrscheinlich spielt es für den Stimulierungserfolg bei 30°C auch eine Rolle bei welchen Temperaturen die Tiere die Winterruhe verbrachten. So scheint ein Überwechseln von 5°C in 30°C einer stärkeren Hemmung zu unterliegen als von 10 bis 12°C aus, wie ein Vergleich der Gruppen IVa, IVa_1 (Abb. 11) und T 30 (Abb. 13) mit den Gruppen K 14 und MK 14 (Abb. 21) andeutet. Die Hemmwirkung hoher Temperatur kann möglicherweise dadurch zum Teil ausgeglichen werden, daß sexuell aktive Männchen anwesend sind. Es könnte von ihnen ein zusätzlicher Reiz für das Weibchen ausgehen, wodurch verhindert wird, daß eine beginnende Vitellogenese wieder abgebrochen wird. Hiermit ließe sich die unterschiedliche Reaktion der Weibchen der Gruppen Va (Abb. 10) und Va_1 (Abb. 13) sowie Vb (Abb. 12) und Vb_1 (Abb. 13) erklären. In Versuchen mit konstant hoher Temperatur von der Refraktärperiode an kann ein positiver Einfluß von Männchen nicht festgestellt werden. Ebenso vermögen sexuell aktive Männchen während der Refraktärperiode die Reaktionsfähigkeit der Weibchen nicht zu steigern (Tabelle 3, S. 60). Bei Anolis carolinensis sollen Männchen dagegen zu allen Jahreszeiten einen fördernden Einfluß auf die Stimulierbarkeit der Weibchen ausüben (Crews et al. 1974). Bei dieser Leguanart zeigen sexuell stimulierte Männchen jedoch auffällige sekundäre Geschlechtsmerkmale, die für das Weibchen von Signalwirkung sein dürften.

Bei Temperaturen von 25°C lassen sich Lacerta sic.camp.-Weibchen grundsätzlich auch in Abwesenheit eines Geschlechtspartners erfolgreich stimulieren und zur Eiablage bringen (z.B. Abb. 27). So kann den Männchen nur die Bedeutung eines Zeitgebers zweiter Ordnung (Immelmann 1967) beigemessen werden, der der Feinsynchronisation der Geschlechter dient.

4.4. Physiologie der Regressionsphase

Unter natürlichen Photoperiode- und Temperaturbedingungen endet der Fortpflanzungszyklus weiblicher Lacerta sic. camp. im Juli/August, die Vitellogenese hört auf und noch vorhandene dotterhaltige Follikel unterliegen der Atresie. Mit dem Einsetzen der Regressionsprozesse wird das HHG-System refraktär gegenüber stimulierenden Umweltreizen.

Weibchen, die während des Beginns der Reifungsphase der Follikel, Anfang April, in einen LD 14:10 bei 30°C gebracht werden, produzieren innerhalb von 4 Wochen ein Gelege. Danach stellt die Mehrzahl der Weibchen die diesjährige Fortpflanzungsaktivität bereits wieder ein (Abb. 30). Nur bei 4 von 10 Tieren schließt sich im Mai noch ein weiterer Ovarialzyklus an. Danach ist auch hier vorzeitig Mitte Juni völlige Regression der Ovarien und Ovidukte zu beobachten. In einem anderen Experiment, das Ende Mai zum Höhepunkt der Progressionsphase unter natürlichen Bedingungen mit verschieden langen Photoperioden ebenfalls bei 30°C unternommen wurde, hörten nach 4 Wochen Ende Juni 48 der 50 Weibchen auf reproduktiv zu sein (Abb. 31). Die Regression setzte sich hier in den kurzen wie in den langen Photoperioden gleichermaßen stark durch. Das spricht dafür, daß die Photoperiode

bei der Auslösung der Regression keine bedeutsame Rolle spielen dürfte. Ein Vergleich der Gruppen Rw 16 und Rk 16 in Abb. 32 trägt zur Stützung dieser Ansicht bei und macht auf die wahrscheinlich wichtigere Rolle der Temperatur aufmerksam. Sowohl auf Ovarien- wie auf Oviduktniveau kann das Auftreten von Regressionserscheinungen in einem LD 16:8 bei 16°C bis Ende Juli verzögert werden, während bei 30°C bereits Ende Juni vollständige Regression zu beobachten ist. Auch aus Experiment II (Abb. 34-36) läßt sich kein Hinweis auf eine photoperiodische Beeinflussung der Regression entnehmen. Lediglich bei einem Vergleich extrem unterschiedlicher Lichtzeiten, wie einem LD 2:22 und einem LL in Experiment III (Abb. 39 und 40) deutet sich an, daß die Progressionsphase bei einigen Weibchen um einen Ovarialzyklus verlängert sein kann.

Auch bei der männlichen Ruineneidechse ist für die Regression in erster Linie die hohe Temperatur verantwortlich, die Photoperiode spielt dabei eine nur untergeordnete Rolle (Fischer 1970c).

Bietet man Vögeln nach Beendigung der Refraktärperiode überlange Photoperioden, so hat dies einen überstürzten Spermatogenesezyklus zur Folge, und die Regressionsphase setzt sofort wieder ein (Burger 1953). In ähnlicher Weise tritt bei Lacerta sic. camp. Männchen in Versuchen die spermiohistogenetische Aktivität in der frühen progressiven Phase vorzeitig auszulösen beim Überschreiten der für einen gegebenen Zeitpunkt jeweils optimalen Lichtzeit um 2 bis 4 Std. die Regression überstürzt wieder ein (Fischer 1968 c). Bei Lacerta sic.camp. - Weibchen fällt bei einem Vergleich der Versuchsreihen bei 25 und 30°C in der frühen progressiven Phase die wesentlich schwächere Reaktionsbereitschaft bei 30°C auf. Ein Temperatursprung

von den Überwinterungstemperaturen bei 5 bis 12°C auf 30°C scheint hier ähnliche Auswirkungen zu haben wie das Überführen in überlange Photoperioden bei männlichen Ruineneidechsen und Vögeln. Die Regression des HHG-Systems setzt ein, bevor die Vitellogenese begonnen hat, oder sie wird auf einem frühen Stadium wieder eingestellt, so daß hierdurch der Eindruck entsteht, die Refraktärperiode dauere noch an. Dies erscheint z.B. bei den Tieren der Gruppen IV und V in Abb. 10 durchaus fraglich und ist für diejenigen der Gruppe T 30 (Abb. 22) mit Sicherheit auszuschließen. Zu einer gleichen Feststellung kommt auch Marion (1970) bei Sceloporus undulatus. Hier hemmt eine konstant hohe Temperatur von 32°C bei der Mehrzahl der Weibchen das Einsetzen einer verfrühten Vitellogenese. Diese Hemmung tritt aber dann nicht auf, wenn die Temperatur während der Nachtzeit für 12 Std. auf 20°C erniedrigt wird.

Um eine mögliche Verlängerung der progressiven Phase über die normale Fortpflanzungszeit hinaus und somit eine Verzögerung der Regression zu erreichen, wurden Lacerta sic. camp.-Weibchen Ende Mai/Anfang Juni in Temperaturen von 12, 18, 20 und 30°C bei verschiedenen Photoperioden gebracht. In einer Temperatur von 12°C kam es zu der erwarteten Regressionsverzögerung (Abb. 34, 35 und 36) jedoch wiesen diese Weibchen, die sich zu Versuchsbeginn sämtlich in Stadium III oder IV befanden, eine außerordentlich hohe Sterblichkeitsrate auf. Bei den bis Mitte August überlebenden fanden sich große dotterhaltige Follikel, die sich makroskopisch im Aussehen und Durchmesser seit Versuchsbeginn am 1.6. nicht verändert hatten. Die niedrige Temperatur konservierte gleichsam das vorgefundene Fortpflanzungsstadium. Eine weitere Entwicklung aus diesem Zustand heraus ist beim Fortbestehen dieser ungün-

stigen Bedingungen nicht möglich, denn selbst bei hohem Gonadotropinspiegel blieben die Mechanismen der Vitellogenese gehemmt(s.S. 70). So erscheint es in diesem Falle zwar gerechtfertigt, von einer Verzögerung des Einsetzens der Regressionsprozesse zu sprechen, solange keine Degenerationserscheinungen erkennbar sind; für eine Verlängerung der Progressionsphase im Sinne eines Voranschreitens von Fortpflanzungsprozessen gibt es jedoch, abgesehen von den Eiablagen bei Tier 4 (Abb. 34) und Tier 2 (Abb. 34) bei 12°C keinen Anhaltspunkt. Bei männlichen Lacerta sic. camp. scheinen die Vorgänge der Spermatogenese bei Temperaturen von 10 bis 15°C aber weiterhin ablaufen zu können, so daß noch 3 Monate nach dem Höhepunkt der natürlichen Regression Spermien in den Samenkanälchen anzutreffen sind (Fischer 1970 c). Ob diese Spermien jedoch funktionsfähig sind bezweifelt der Autor.

Bei 18°C(Experiment II, S. 74) und 20°C (Experiment III, S. 76), erfolgt im Gegensatz zu 12°C bei der großen Mehrzahl der Weibchen die zu Versuchsbeginn Anfang Juni Stadium III und IV aufwiesen Reifung der Follikel, Ovulation und Eiablage (Abb. 34-38)

Danach aber erlischt die Fortpflanzungsaktivität und spätestens Ende Juli sind Ovarien und Ovidukte regrediert. Eine Ausnahme hiervon machen 2 der 18 Tiere bei 18°C, die im August bzw. im September noch vitellogenetische Follikel aufweisen. Bei 20°C beginnen 3 von 34 Weibchen im Juli/August noch mit einem weiteren Vitellogenesezyklus, der bei einem dieser Tiere am 22. September noch andauerte. Bei 30°C (Experiment III, Abb. 39, 40) vermochten 5 Tiere nach vorangegangener Eiablage noch einen weiteren Zyklus zu beginnen und schlossen ihn bis Mitte Juni mit der Eiablage ab. In allen anderen Fällen setzte die Re-

gression bei dieser Temperatur vorzeitig ein.

Wie die Befunde zeigen, kann das Einsetzen der Regression durch niedrige Temperatur, 12 und 16°C, für einige Zeit hinausgezögert werden. Aber schon bei 18 und 20°C ist dies nur bei wenigen Tieren möglich und bei 30°C findet allgemein eine starke Beschleunigung und Vorverlegung der Regression statt. Aus der Tatsache, daß es beim überwiegenden Teil der Weibchen in den verschiedenen Temperatur- und Photoperiode-Bereichen nicht gelingt, die Fortpflanzungsaktivität weit über das natürliche Ende der Reproduktionsperiode im Juli/August aufrechtzuerhalten, kann nur der Schluß gezogen werden, daß endogene Faktoren die Grundlage für die Dauer der Progressionsphase bilden. Diese Hypothese steht in gutem Einklang mit der Feststellung Lichts (1973) für Rotkehlanolis-Weibchen "ovarian regression could not be prevented by manipulation of photoperiod and temperature". Auch nach Botte et al. (1976) soll die Regression bei Lacerta sic. sic. aus endogenen Gründen erfolgen. Sie hielten Weibchen von Ende März bis Ende Juni in einer Temperatur von 11 ± 2^{0}C bei natürlicher Photoperiode, erhöhten anschließend die Temperatur und stellten 4 Wochen später fest, daß von 10 Tieren eins ovulierte, bei den anderen dagegen nur vitellogenetische Follikel im Stadium der Atresie anzutreffen sind. Die Autoren geben leider keine Werte für das Gewicht der Fettkörper an. Die lange Zeitdauer der Haltung der Tiere bei 11°C könnte vor allem, weil sie unmittelbar im Anschluß an die Überwinterungszeit erfolgte, dazu geführt haben, daß die Fettkörper Ende Juni nahezu aufgebraucht sind. Eine Nahrungsaufnahme bei diesen Temperaturen nach eigenen Beobachtungen nicht stattfinden. Das Vorhandensein von Fettkörpern ist aber für einen normalen Verlauf der Vitellogenese äußerst wichtig.

Ihr Entfernen verhindert die Vitellogenese (Hahn und Tinkle 1965). Die Abb. 25 zeigt für Lacerta sic. camp. wie stark das Fettkörpergewicht mit der Haltungstemperatur sich verändert. Bei Haltung der Weibchen ab Ende Januar bei 12°C macht der Fettkörper Anfang April nur noch 2,9 % des Körpergewichtes aus, bei 15°C 1,4 %, gegenüber 8,3 % bei 30°C. So ist zu vermuten, daß die Weibchen im Experiment von Botte et al. (1976) Ende Juni mangels Fettkörpersubstanz eine vollständige Vitellogenese nicht durchführen konnten. Beim Zutreffen dieser Verhältnisse erscheint der geführte Nachweis für das Beteiligtsein endogener Faktoren bei der Ovarienregression von Lacerta sic. sic. kaum mehr zwingend.

Eine fundierte Stütze für die Beteiligung endogener Faktoren an den Regressionsvorgängen im HHG-System findet sich in den Untersuchungen von Stetson und Erikson (1971) bei einem Sperlingsvogel. Bei kastrierten männlichen Tieren stellten sie fest, daß der Gonadotropinspiegel im Frühjahr und Frühsommer zunächst wie bei Kontrolltieren anstieg. Dann jedoch im Sommer fielen die Werte in beiden Gruppen etwa gleichförmig ab. Da bei den Kastrierten negative Rückkoppelungsmechanismen über die Androgene aus der Gonade nicht in Betracht kommen, bleibt als einzig einleuchtende Erklärung für diesen Befund, eine endogen vorprogrammierte Zeitdauer der Gonadotropin-Sekretion anzunehmen. Ob ein Übertragen dieser Vorstellungen auf die Steuerung der progressiven Phase bei der weiblichen Ruineneidechse statthaft ist, muß vorläufig noch offen bleiben.

Eine ganz andere Hypothese für das Einsetzen der Ovarienregression stellen Crews und Licht (1974) bei Anolis carolinensis vor. Die Autoren fanden, daß gegen Ende der Fortpflanzungs-

periode ein gehäuftes Auftreten von Corpora atretica mit dem Einsetzen der Refraktivität korreliert ist. Nach natürlichem Verschwinden oder experimenteller Entfernung der Corpora atretica sprechen die Tiere auf exogene Stimulierung wieder an. Über welche Mechanismen und Substanzen hier die Hemmung des HHG-Systems erfolgt, ist noch ungeklärt. Eine direkte Hemmwirkung auf das Ovar selbst scheint möglich, da nach Entfernen der Corpora atretica die Antwortbereitschaft des Ovars auf exogenes FSH um das fünffache ansteigt. Bei Lacerta sic. camp. finden sich zu Beginn der Regression ebenfalls vermehrt große atretische Follikel, so daß auch hier ähnliche Zusammenhänge vermutet werden könnten.

Beim gegenwärtigen Stand unseres Wissens über die Beendigung der Progressionsphase kann auch für Lacerta sic. camp.-Weibchen die Steuerung über einen endogenen Mechanismus, der die GTH-Ausschüttung reguliert, als beste Erklärung gelten. Hohe Temperatur wirken dabei stark beschleunigend auf das Einsetzen der Gonadenregression,und niedrige Temperaturen vermögen ihren Beginn zu verzögern.

4.5. Endogene Komponente in der Jahresperiodik

In den letzten Jahren mehren sich die Berichte bei Wirbeltieren, die den Nachweis einer endogenen Jahresperiodik für verschiedene jahrszyklische Vorgänge erbringen (Übersichten: Berthold 1974, Fischer et al. 1975). Bei Reptilien liegt bisher nur der Nachweis von Stebbins (1963) bei Sceloporus virgatus für einen endogenen Jahresrhythmus in der lokomotorischen Aktivität vor. Jedoch machen noch unveröffentlichte Ergebnisse Fischers (nach

mündlicher Mitteilung) auch bei der Ruineneidechse einen circannualen Rhythmus in der Hodenaktivität wahrscheinlich.

Bei der weiblichen Ruineneidechse wurde versucht, den Ablauf einzelner Phasen des Fortpflanzungszyklus durch verschiedene Kombinationen von Photoperiode und Temperatur zu beschleunigen oder zu verzögern. Dabei stellte sich heraus, daß beides nur im begrenzten Umfang möglich ist. Das spricht dafür, daß den Vorgängen im Fortpflanzungssystem eine endogene Komponente zugrunde liegt und die exogenen Faktoren nur steuernd in diese Vorgänge eingreifen. Während der "absoluten" Phase der Refraktärzeit vermögen exogene Faktoren die Geschehnisse im HHG-System wenig zu beeinflussen, endogene Faktoren überwiegen und erzwingen eine Refraktärperiode von 5 bis 6monatiger Dauer. Nach Beendigung der Refraktärperiode wirken endogene Faktoren in anderer Weise, sie erhöhen die Reaktionsbereitschaft gegenüber Umweltreizen. Mit fortschreitender Jahreszeit reagiert das Fortpflanzungssystem dann zunehmend besser auf gleiche exogene Faktoren. Die Progressionsphase läßt sich um 2 bis 3 Monate vorverlegen, auf der anderen Seite aber kann das Einsetzen der Regression bei Temperaturen von 18 bis 30°C und verschiedenen Photoperioden im Sommer nicht verhindert werden.
Lediglich eine niedrige Temperatur von 12°C vermochte die Progressionsphase um einige Monate zu verlängern, konnte letztlich aber auch nicht den Beginn der Ovarienregression aufhalten. So dürfte auch die Dauer der Propagationsphase endogen verankert sein.

Gegenüber der männlichen Eidechse ergeben sich deutliche Unterschiede im Ausmaß, in dem die endogenen Faktoren sich durchzu-

setzen vermögen. So setzt die Spermiohistogenese im Frühjahr sowohl unter konstant niedrigen (5-6°C) als auch unter konstant hohen Temperaturen (28-30°C) ein. Die Vitellogenese der Weibchen wird unter solchen Bedingungen völlig verhindert bzw. stark gehemmt. Umgekehrt liegen die Verhältnisse in der Refraktärperiode: bei den Männchen ist sie durch exogene Beeinflussung leicht vorzeitig beendbar, bei den Weibchen dagegen ist sie in ihrer Dauer nicht verkürzbar.

Von der unterschiedlichen Anzahl männlicher und weiblicher Ruineneidechsen, die z.B. in einem derartigen Experiment mit hoher Temperatur von der Refraktärperiode an trotz dieser exogenen Hemmung reproduktiv werden, auf eine unterschiedlich stark ausgebildete endogene Komponente zu schließen, ist jedoch problematisch; denn es kann nicht vorausgesetzt werden, daß gleiche Umweltbedingungen für beide Geschlechter in gleicher Weise "permissive" sein müßten (vgl. Berthold 1974). Wenn aber Männchen und Weibchen unterschiedliche "permissive conditions" bevorzugen, dann ist zu erwarten, daß sie bei gleichen Versuchsbedingungen wahrscheinlich eine unterschiedliche Antwort geben werden. Diese dürfte aber eher darüber Auskunft geben, wie gut oder schlecht die gewählten Bedingungen für den betreffenden Reproduktionsvorgang geeignet waren, als daß hierdurch die unterschiedliche Stärke der endogenen Komponente tatsächlich bestimmt wäre.

Die vorliegenden Befunde bei der weiblichen Ruineneidechse können nur als Hinweis für einen möglicherweise zugrunde liegenden endogenen Rhythmus der Fortpflanzung gewertet werden. Für den Nachweis einer endogenen Jahresperiodik wäre es nach den von Aschoff (1955) aufgestellten Kriterien erforderlich, die Tiere

über mindestens zwei Fortpflanzungszyklen unter konstanten Bedingungen zu halten, und der gemessene Vorgang müßte sich etwa im Abstand eines Jahres wiederholen, wobei die Periodenlänge gegenüber synchronisierten Bedingungen abweichen sollte. Konstante Bedingungen über einen derart langen Zeitraum hin sind jedoch für einen ektothermen Organismus, der an einen täglichen und jahreszeitlichen Wechsel der Umgebungstemperatur angepaßt ist, höchst unnatürlich, so daß zu bezweifeln ist, ob sich unter diesen Voraussetzungen ein endogener Rhythmus im Fortpflanzungsverhalten zeigen könnte. Wie entscheidend die Wahl geeigneter Bedingungen ist, damit ein endogener Rhythmus zum Durchbruch kommen kann, zeigt sich besonders schön beim Star Sturnus vulgaris: nur in einem LD 12:12 nicht jedoch im LD 11:13 und LD 13:11 ließ sich ein endogener Hodenzyklus feststellen (Schwab 1971). Beim Erdhörnchen Citellus tridecemlineatus trat eine endogene Schwingung bei 11,5°C wesentlich stärker als bei 4°C hervor (Mrosovsky und Lang 1971).

Das Problem der "permissive conditions" lösten in eleganter Weise Fischer et al. (1975) beim Siebenschläfer Glis glis, indem sie ihm verschieden konstante Bedingungen zur Selbstwahl anboten. Sie fanden, daß der Siebenschläfer nur unter diesen Verhältnissen ein circannuales Winterschlafverhalten zeigte. Ein ähnlicher Ansatz mit Selbstwahlmöglichkeit der Temperatur wäre für weibliche Ruineneidechsen geeignet, einen möglichen endogenen Rhythmus in der Fortpflanzungsaktivität aufzuzeigen.

Neben einer circannualen Periodik scheinen aber auch zeitlich fixierte Teilprogramme bei jahresperiodisch wiederkehrenden Vorgängen aufzutreten. Diese könnten jeweils von den Umweltbedingungen angestoßen werden und dann nach dem Sanduhrprin-

zip ablaufen. Ein endogenesZeitprogramm führte zuerst Gwinner (1968 a, b) bei zwei Phylloscopus-Arten zur Erklärung der Beendigung des Herbstzuges an. Bei vorgegebener mittlerer Fluggeschwindigkeit und bei vorgegebenem Wanderweg läuft dieses Programm gerade so lange, bis der Zugvogel in seinem artspezifischen Überwinterungsgebiet angekommen ist. Zwei nahe verwandte Vogelarten, Fitis und Zilpzalp, mit unterschiedlich langen Zugwegen, zeigten in Gwinners Experimenten entsprechend unterschiedliche Zugunruheleistungen.

So besteht auch bei der weiblichen Ruineneidechse die Möglichkeit, daß den verschiedenen Phasen des Fortpflanzungszyklus lediglich ein endogen fixiertes Teilprogramm zugrunde liegt und keine circannuale Periodik.

5. ZUSAMMENFASSUNG

1. Der Fortpflanzungszyklus der weiblichen Ruineneidechse (*Lacerta sicula campestris* De Betta) weist eine deutliche Jahresperiodik auf, die sich in drei Phasen gliedern läßt: Progressions-, Regressions- und Refraktärphase.

2. Das Fortpflanzungssystem spricht jahreszeitlich unterschiedlich auf hohe Temperatur und Langtag an.

3. Es existiert eine ausgeprägte Refraktärperiode von Juli/August bis Dezember/Januar. Der Beginn der Fortpflanzungsaktivität kann gegenüber natürlichen Verhältnissen nur um 2-3 Monate vorverlegt werden.

4. Die Refraktärperiode läßt sich durch niedrige Temperatur und Kurztag nicht vorzeitig beenden, wie dies bei den Männchen möglich ist. Sie dürfte in ihrer Zeitdauer endogen festgelegt sein.

5. Durch exogenes FSH kann auch während der Refraktärzeit die Vitellogenese ausgelöst werden.

6. Die Reaktionsbereitschaft des HHG-Systems für stimulierende Reize steigt mit fortschreitender Jahreszeit, vom Winter zum Frühjahr hin, an. Niedrige Temperaturen (10-12°C) nehmen hierauf einen fördernden Einfluß.

7. Im Gegensatz zu den Männchen scheint die Temperatur bei den Weibchen der primär stimulierende Faktor in der frühen progressiven Phase zu sein. Photoperiode und sexuell aktive Männchen spielen eine nur untergeordnete Rolle.

8. Die Schwelle für den Prozeß der Vitellogenese liegt zwischen 15 und 20°C. Auch durch exogenes FSH läßt sich die Vitellogenese erst bei 20°C einleiten, nicht jedoch bei 15°C.

9. Am besten geeignet zur Stimulierung des HHG-Systems in der progressiven Phase sind Temperaturen um 25°C. Bei 30°C kann die fördernde Wirkung bereits in eine hemmende umschlagen. Mit Sicherheit schädigend wirkt eine konstant hohe Temperatur von 40°C.

10. Hohe Temperatur (30°C) und Langtag von der Refraktärperiode an hemmen sehr stark den Beginn der Fortpflanzungsaktivität. Bei einem Teil der Tiere vermögen aber endogene Faktoren die exogene Hemmung zu durchbrechen, so daß die Fortpflanzung ermöglicht wird.

11. Die Regressionsphase wird durch die Temperatur gesteuert; die Photoperiode hat hierauf keinen Einfluß.

    Hohe Temperaturen führen beschleunigt das Ende der Progressionsphase herbei.
    Niedrige Temperaturen (12°, 16°C) vermögen das Einsetzen der Regression des Fortpflanzungssystems um einige Monate hinauszuzögern, es jedoch nicht zu verhindern. So scheint der progressiven Phase ebenfalls eine endogene Komponente zugrunde zu liegen.

6 . L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S

ALTLAND,P.D. (1939): Cytology of the hypophysis of the fence lizard. Anat. Rec. 74, 109.

- (1951): Observations on the structure of the reproductive organs of the Box Turtle. J.Morph.89, 599.

ANNAN,O. (1963): Experiments on the photoperiodic regulation of the testis cycle in two species of the thrush genus *Hylocichla*.Auk, 80, 166.

ASCHOFF,J. (1955): Jahresperiodik der Fortpflanzung beim Warmblüter. Studium generale, 8, 742.

ASPLUND,K.K. und C.H.LOWE (1965): Reproductive cycles of the iguanid lizards *Urosaurus ornatus* and *Uta stansburiana* in Southwestern Arizona. J.Morph. 155, 27.

BADIR,N. und M.F.HUSSEIN (1964): Effect of temperature, food and illumination on the reproduction of *Chalcides ocellatus (FORSK.)* and *Scincus scincus (LIN.)*.Bull.Fac.Sci. 39, 179.

BAKER, J.R. (1947): The seasons in a tropical rainforest. Part 6, Lizards *(Emoia)*.J. Linn.Soc. London Zool. 41, 243.

BARTHOLOMEW,G.A. (1950): The effects of artificially controlled temperature and daylength on gonadal development in a lizard, *Xantusia vigilis*. Anat. Rec. 106, 49.

- (1953): The modification by temperature of the photoperiodic control of gonadal development in the lizard *Xantusia vigilis*. Copeia 1953, 45.

- (1959): Photoperiodism in reptiles. In: Photoperiodism and related Phenomena in plants and animals.(ed. R.B.WITHROW), Washington, D.C. : AAAS, 669 .

BERTHOLD,P. (1974): Endogene Jahresperiodik. Innere Jahreskalender als Grundlage der jahreszeitlichen Orientierung bei Tieren und Pflanzen. Verlagsanstalt Konstanz, Universitätsverlag.

BISSONNETTE, T.H. und A.P. WALDLUND (1931): Spermatogenesis in *Sturnus vulgaris*: refractory period and acceleration in relation to wave-length and rate of increase of light ration. J.Morph. 52, 403 .

BLOUNT, R.F. (1929): Seasonal cycles of the interstitial cells in the testis of the horned toad,*(Phrynosoma solare)*. J.Morph. Physiol. 48, 317.

BOGERT, C.M. (1959): How reptiles regulate their body temperature. Scient. Amer. 200, 105.

BOTTE,V. (1973): Morphology and histochemistry of the oviduct in the lizard *Lacerta sicula*.The annual cycle. Boll.Zool. 40, 305 .

BOTTE,V., F.ANGELINI,O.PICARELLO und R.MOLINO (1976): The regulation of the reproductive cycle of the female lizard *Lacerta s.sicula RAF.* (im Druck)

BOYCOTT,B.B. und R.W.GUILLERY (1959): Environmental temperature and the reptilian nervous system. Nature, 183, 62 .

BOYD, M.M.M. (1940): The structure of the ovary and the formation of the corpus luteum in *Hoplodactylus maculatus GRAY*.Quart. J. Micr.Sci. N.S. 82, 337 .

BRAUNE,H.J. (1971): Der Einfluß der Temperatur auf Eidiapause und Entwicklung von Weichwanzen *(Heteroptera, Miridae)*. Oecologia, 8, 223 .

BROWN,K. und O.SEXTON (1973): Stimulation of reproductive activity of female *Anolis sagrei* by moisture. Physiol. Zool. 46, 168 .

BULLOUGH, W.S. (1942): Gametogenesis and some endocrine factors affecting it in the adult minnow *(Phoxinus laevis L.)*. J. Endocr. 3, 211 .

BURGER, J,W. (1942): The influence of some external factors on the ovarian cycle of the female starling. Anat. Rec. 84, 518 (Abstr.)

- (1949): A review of experimental investigations on seasonal reproduction in lizards. Wilson Bull. 61, 211 .

- (1953): The effect of photic and psychic stimuli on the reproductive cycle of the male starling, *Sturnus vulgaris*. J. Exptl. Zool. 124, 227 .

CALLARD,I.P., S.W.C. CHAN and M.A. POTTS (1972 a): The control of reptilian Gonad. Amer. Zool. 12, 273 .

CALLARD,I.P., C,BAYNE and W. McCONNELL (1972 b): Hormones and reproduction in the female lizard *Sceloporus cyanogenys*. Gen. Comp. Endocr. 18, 175 .

CALLARD, I.P., J. DORLITTLE, W.L.BANKS and St.W. CHAN (1972 c): Recent studies on the control of the reptilian ovarian cycle. Gen. Comp. Endocr. Suppl. 3 65 .

CALLARD, I.P. und W.F. McCONNELL (1969): Effects of intra-hypothalamic estrogen implants on ovulation in *Sceloporus cyanogenys*. Gen. Comp. Endocr. 13, 496

CALLARD,I.P. und H. ZEIGLER (1970): Inhibitory effects of prolactin upon gonadotrophin-stimulated ovarian growth in the Iguanid lizard *Dipsosaurus dorsalis*. J. Endocr. 47, 133 .

CAMPBELL, G.T. und A. WOLFSON (1974): Hypothalamic norepinephrine, luteinizing hormone releasing factor activity and reproduction in the Japanese Quail, *Coturnix coturnix japonica*.Gen. Comp. Endocr.23, 302.

CHURCH,G. (1962): The reproductive cycles of the Javanese house Geckos, *Cosymbotus platyurus, Hemidactylus frenatus, Peropus mutilatus*. Copeia 1962, 262 .

CIESLAK, E. (1945): Relations between the reproductive cycle and the pituitary gland in the snake *Thamnophis radix*. Physiol. Zool. 18, 299 .

CREWS,D. (1973): Behavioral correlates to gonadal state in the lizard, *Anolis carolinensis*.Hormones and Behavior 4, 307 .

- (1975): Psychobiology of reptilian reproduction. Science 189, 1059 .

CREWS, D. und P. LICHT (1974): Inhibition by Corpora atretica of ovarian sensitivity to environmental and hormonal stimulation in the lizard *Anolis carolinensis*. Endocrinol. 95, 102 .

CREWS,D. J.S. ROSENBLATT und D.S. LEHRMAN (1974): Effects of unseasonal environmental regime, group presence, group composition and males' physiological state on ovarian recrudescence in the lizard, *Anolis carolinensis*.Endocrinol. 94, 541 .

CUELLAR,O. (1971): Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens*. J. Morph. 133, 139 .

DANIEL, P.M. (1960): Growth and cyclic behavor in the West African Lizard,*Agama agama africana*.Copeia 1960, 94 .

DESSAUER, H.C. (1955): Seasonal changes in the gross organ composition in the lizard *Anolis carolinensis*. J. Exptl. Zool. 128, 1 .

De VLAMING, V.L. (1972): Environmental control of teleost reproductive cycles: a brief review. J. Fish Biol. 4, 131 .

DISNEY,H.J. de S., B.LOFTS und A.J. MARSHALL (1959): Duration of the regeneration period of the internal reproductive rhythm in a xerophilous equatorial bird, *Quela quela*. Nature, 184, 1659 .

ENGELS, W.L. (1962): Daylength and termination of photorefractoriness in the annual testicular cycle of the transequatorial migrant *Dolichonyx* (the bobolink) Biol. Bull. 123, 94 .

FARNER, D.S. (1961): Comparative physiology : Photoperiodicity. Am. Rev. Physiol. 23, 72 .

- (1965): Circadian systems in the photoperiodic responses of vertebrates. In:Circadian Clocks (ed. J.ASCHOFF), Amsterdam, 357 .
- (1966): Photoperiodic control of reproductive cycles in birds. In: Science in Progress, 15.ser. New Haven and London, P.156 .

FARNER,D.S., und B.K.FOLLETT (1966): Light and other environmental factors affecting avian reproduction. J. Anim. Sci. Suppl. 25, 90 .

FARNER,D.S., B.K.FOLLETT, J.R. KING und M.L.MORTON (1966): A quantitative examination of ovarian growth in the white-crowned sparrow. Biol. Bull. 130, 67 .

FARNER,D.S. und R.A.LEWIS (1971): Photoperiodism and reproductive cycles in birds. Photophysiology, 6, 325.

FARNER,D.S. und L.R.MEWALDT (1955): The natural termination of the refractory period in the white-crowned sparrow. Condor 57, 112 .

FERGUSON, G,W. (1966): Effect of Follicle-Stimulating Hormone and Testosterone Proprionate on the reproduction of the Side Blotched Lizard, *Uta stansburiana*. Copeia 1966, 495 .

FILOSA,S, (1973): Biological and cytological aspects of the ovarian cycle in *Lacerta sicula sicula RAF.* Mon. Zool. Ital. (N.S.) 7, 151 .

FISCHER,K. (1967): Untersuchungen zur Physiologie der Jahresperiodik des Sexualverhaltens bei männlichen Ruineneidechsen *(Lacerta sicula campestris BETTA)*:

Refraktärperiode und endogener Jahresrhythmus. Nachr. Akad. Wissensch. Göttingen, II.Math.-Phys. Klasse, Nr. 10, 119 .

- (1968 a): Untersuchungen zur Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruineneidechsen *(Lacerta sicula campestris BETTA)*.Zool. Anz. 31. Suppl.-Bd, 325 .
- (1968 b): Untersuchungen zur Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruineneidechsen*(Lacerta sicula campestris BETTA)*. I. Die Refraktärperiode. Z.vergl.Physiol. 60 , 244 .
- (1968 c): Untersuchungen zur Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruineneidechsen *(Lacerta sicula campestris BETTA)*.II. Einflüsse verschiedener Photoperioden und Temperaturen auf die Progressions- und die Regressionsphase. Z.vergl. Physiol. 61, 394 .
- (1969): Einflüsse von Licht und Temperatur auf die Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruineneidechsen. Zool. Anz. 32.Suppl. Bd. 278 .
- (1970 a): Untersuchungen zur Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruineneidechsen *(Lacerta sicula campestris BETTA)*. III. Spontanes Einsetzen und Ausklingen der Gonadenaktivität; ein Beitrag zur Frage der circannualen Periodik. Z.vergl. Physiol. 66, 273 .
- (1970 b): Neuere Befunde über den Einfluß niedriger Temperaturen auf das Fortpflanzungssystem bei männlichen Ruineneidechsen *(Lacerta sicula campestris BETTA)* während der Refraktärperiode. Zool. Anz. 33. Suppl.-Bd. , 196 .
- (1970 c): Neuere Befunde über die Einflüsse von Photoperiode und Temperatur auf das Fortpflanzungssystem bei männlichen Ruineneidechsen während der

Regressionsphase. Verh. Dtsch.Zool. Ges. 64. Tagung Köln, 278 .

FISCHER,K. (1971): Exogene und endogene Steuerung der Fortpflanzungsaktivität bei männlichen Ruineneidechsen *(Lacerta sicula campestris BETTA)*.J. Neuro-Visc. Rel. Suppl. X, 233 .

- (1974): Die Steuerung der Fortpflanzungszyklen bei männlichen Reptilien. Fortschr.d. Zool. 22, H.2/3, 362 .
- (1975): Inwieweit werden Fortpflanzungszyklus, Beginn und Ende der Winterruhe bei Eidechsen *(Lacertidae* durch endogene Zeitprogramme gesteuert ? Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1975 Stuttgart.

FISCHER , K., H.-W.BUTSCHKE und D.MAHLERT (1975): Untersuchungen zur circadianen und circannualen Rhythmik bei Siebenschläfern *(Glis glis L.)*im Selbstwählversuch. Z.Sgtierkde, 40, 65 .

FISCHER,K. und R.EWALD(1972): Untersuchungen zur Jahresperiodik der Fortpflanzung bei männlichen Ruinen-Eidechsen *(Lacerta sicula campestris BETTA)*.IV. Langzeiteinwirkung verschiedener, langer Photoperioden bei 28 - 30°C von der Refraktärperiode an. J. Comp. Physiol. 77, 190.

FITCH, H.S. (1970): Reproductive cycles in lizards and snakes. Univ. Kans. Mus.Nat.Hist. Misc.Publ. 52, 1 .

GARRICK,L.D.(1974): Reproductive influences on behavioral thermoregulation in the lizard,*Sceloporus cyanogenys*.Physiol. Behav. 12, 85 .

GIERSBERG,H. (1922): Untersuchungen über Physiologie und Histologie des Eileiters der Reptilien und Vögel; nebst einem Beitrag zur Fasergenese. Z.wiss. Zool. 120, 1 .

GOLDBERG,S.R.(1970): Seasonal ovarian histology of the ovoviviparous Iguanid lizard *Sceloporus jarrovi COPE*. J. Morphol. 132, 265 .

GORMAN,G.L. und P.LICHT (1974): Seasonality in ovarian cycles among tropical *Anolis* Lizards. Ecology, 55, 360 .

GWINNER,E. (1968 a): Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. Untersuchungen am Fitis *(Phylloscopus trochilus)* und am Waldlaubsänger *(P. sibilatrix)*. J. Ornithol. 109, 70 .

- (1968 b): Artspezifische Muster der Zugunruhe bei Laubsängern und ihre mögliche Bedeutung für die Beendigung des Zuges im Winterquartier. Z.Tierpsychol. 25, 843 .

HAASE,E. (1973): Zur Kontrolle von Fortpflanzungszyklen bei Vögeln. J.comp. Physiol. 84, 375 .

HARRINGTON, R.W. (1957): Sexual photoperiodicity of the cyprinid fish, *Notropis bifrenatus*, in relation to the phases of its annual reproductive cycle. J.Exptl. Zool. 135, 529 .

- (1959): Photoperiodism in fishes in relation to the annual sexual cycle. In: Photoperiodism and related phenomena in plants ans animals. (ed. R.B.WITHROW). Washington, D.C.:AAAS, 651 .

HARRI, M. (1972): Effects of seasons and temperature acclimation on the tissue catecholamine level and utilization in the frog, *Rana temporaria*. Comp. Gen. Pharm. 3, 101 .

HUBERT,J. (1969): Contribution à l'étude de la lignée germinale des Reptiles: Lacertiliens et Ophidiens. Thèse Doct.Fac.Etat, Faculté des Sciences, Clermont-Ferrand, Arch. Orig. Centre Doc. C.N.R.S. No. 3815 .

HUDSON, J. und F.BERTRAM (1966): Physiological responses to temperature in the ground skink, *Lygosoma laterale*. Physiol. Zool. 39, 21 .

IMMELMANN,K. (1963): Tierische Jahresperiodik in ökologischer Sicht. Zool. Jb.Syst. 91, 91 .

- (1967): Periodische Vorgänge der Fortpflanzung tierischer Organismen. Studium generale, 20, 15 .

INGER,J.F. und B.GREENBERG (1966): Annual reproductive patterns of lizards from a Bornean rain forest. Ecology, 47, 1007 .

JACOBI, L. (1936): Ovoviviparie bei einheimischen Eidechsen. Vergleichende Untersuchungen an den Eiern und am Ovidukt von *Lacerta agilis, Lacerta vivipara* und *Anguis fragilis*. Z.wiss. Zool. 148, 401 .

JONES,R.E. (1969): Effects of mammalian gonadotropins on the ovaries and oviducts of the lizard, *Lyosoma laterale*.J. exptl. Zool. 171, 217 .

KAZANSKII,B.N. (1952): Experimental analysis of the growth of oocytes in fish. Zool. Zh. 31, 883 .

KEHL,R. (1944): Etude de quelques problèmes d'endocrinologie génitale chez un Batracien nord-africain *(Discoglosse)* et certains Reptiles du Sud algérien. Rev. Can. Biol. 3, 131 .

KEHL,R. und C. COMBESCOT (1955): Reproduction in *Reptilia*. In: Memoires of the Society for Endocrinology(C.JONES and P.ECKSTEIN, eds.) The comparative Endocrinology of the Vertebrates. Cambridge.

KEHL,R. M.LEPERTOIS und J.BENOIT (1942): Biometrie du cycle génital de l'Uromastix femelle. C.R.Soc.Biol. 136, 520.

KING,J.R., B.K.FOLLETT,D.S.FARNER (1966): Annual gonadal cycles and pituitary gonadotropins in *Zonotrichia leucophrys gambelii*. The Condor, 68, 476.

KRAMER, G. (1937): Beobachtungen über die Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Mauereidechsen. Z. Morphol. Ökol. Tiere, 32, 752 .

- (1946): Veränderungen von Nachkommenziffer und Nachkommengröße sowie der Altersverteilung von Inseleidechsen. Z.Naturforsch. 1, 700 .

LACEY, D.J. (1974): Morphological effects of thermal acclimation on hippocampal dendrites in the fence lizard: a Golgi and EM study. Brain Res. 72, 143.

LEHRMAN, D.S. (1959): Hormonal response to external stimuli in birds. Ibis 101, 478 .

LICHT,P. (1966): Reproduction in lizards: influence of temperature on photoperiodism in testicular recrudescence. Science 154, 1668 .

- (1967 a): Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis*.I. Interaction of light and temperature in the initiation of testicular recrudescence. J.Exptl. Zool. 165, 505 .

-(1967 b): Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis*.II. Seasonal variations in the effects of photoperiod and temperature on testicular recrudescence. J.Exptl. Zool. 166, 243 .

- (1968): Response of the thermal preferendum and heat resistance to thermal acclimation under different photoperiods in the lizard,*Anolis carolinensis*. Am. Midl. Natur. 79, 149 .

- (1969): Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis*. III. Thermal thresholds for photoperiodism. J. Exptl. Zool. 172, 311.

- (1970): Effects of mammalian gonadotropins (ovine FSH and LH) in female lizards. Gen.Comp. Endocr. 14, 98 .

LICHT,P. (1971): Regulation of the annual testis cycle by photoperiod and temperature in the lizard, *Anolis carolinensis*. Ecology, 52, 240 .

- (1972 a): Environmental physiology of reptilian breeding cycles : role of temperature. Gen.Comp. Endocrinol. Suppl. 3, 477 .
- (1972 b): Problems in experimentation on timing mechanisms for annual physiological cycles in reptiles. In: Hibernation and Hypothermia, perspectives and challenges (F.E.SOUTH,J,HANNON,J,WILLIS,E.PENGELLEY, eds.) Amsterdam 1972
- (1973): Influence of temperature and photoperiod on the annual ovarian cycle in the lizard, *Anolis carolinensis*. Copeia 1973, 465 .

LICHT,P. und D.P. CREWS(1975): Stimulation of ovarian and oviducal growth and ovulation in female lizards by Reptilian (Turtle) Gonadotropins. Gen.Comp.Endocr. 25, 467 .

LICHT,P. und G.C. GORMAN (1970): reproductive and fat cycles in Caribbean *Anolis*Lizards. Univ. Calif. Publ. Zool. 95, 1 .

LICHT,P. und A.St. HARTREE (1971): Actions of mammalian, avian and piscine gonadotropins in the lizard. J. Endocr. 49, 113 .

LICHT,P., H.E.HOYER,P.van OORDT (1969): Influence of photoperiod and temperature on testicular recrudescence and body growth in the lizards *Lacerta sicula* and *Lacerta muralis*. J.Zool. London, 157, 469 .

LISK, R.S. (1967): Neural control of gonad size by hormone feedback in the desert Iguana *Dipsosaurus dorsalis dorsalis*. Gen. Comp. Endocrin. 8, 258 .

LOFTS, B. (1962): Photoperiod and refractory period of reproduction in an equatorial bird, *Quela quela*. Ibis, 104, 407 .

LOYEZ,M. (1906): Recherches sur le développement ovarien des oeufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant. Arch. Anat.Micr. 8, 69 .

MARION,K.R. (1970): Temperature as the reproductive cue for the female fence lizard *Sceloporus undulatus*. Copeia, 1970, 562 .

MARSCHALL, Christel (1976): Fluoreszenzmikroskopische Untersuchung der Monoamine im Hypothalamus von Eidechsen der Gattung *Lacerta*: Verteilung und Bedeutung für die Fortpflanzungsaktivität. Dissertation Göttingen 1976.

MATTHEWS, L.H. (1939): Visual stimulation and ovulation in pigeons. Proc.Roy.Soc. B126, 557 .

MAYHEW, W.W. (1961): Photoperiodic response of female fringe-toad lizards. Science 134, 2014 .

- Photoperiodic response in three species of the lizard Genus *Uma*. Herpetologica 20, 95 .

MELLISH, C.H. (1936): The effects of anterior pituitary extract and certain environmental conditions on the genital system of the horned lizard *(Phrynosoma cornutum HARLAN)*.Anat. Rec. 67, 23 .

MELLISH, C.H. und R.K.MEYER(1937): The effects of various gonadotropic substances and thyroxine on the ovaries of horned lizards *(Phrynosoma cornutum)*.The Anat. Record 69, 179 .

MERTENS,R. und H.WERMUTH (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas. Frankfurt: Kramer 1960 .

MILLER, A.H. (1951): Further evidence on the refractory period in the reproductive cycle of the golden-crowned sparrow, *Zonotrichia coronata*. Auk, 68, 380.

- (1954): The occurence and maintenance of the refractory period in crowned sparrows. Condor, 56, 13 .

MILLER,M.R. (1948): The seasonal histological changes occuring in the ovary, corpus luteum, and testis of the viviparous lizard *Xantusia vigilis*. Univ. Cal. Publ. Zool. 47, 197 .

- (1951): Some aspects of the life history of the Yucca Night lizard , *Xantusia vigilis* . Copeia 1951, 114 .

MÜLLER, H.J. (1966): Probleme der Insektendiapause. Verh. Dtsch.Zool. Ges. Jena 1965, 192 .

MROSOVSKY,N. und K.LANG (1971): Disturbances in the annual weight and hibernation cycles of thirteen-lined ground squirrels kept in constant conditions and the effects of temperature changes. J. Interdisc. Cycle Res. 2, 79 .

NAPP-ZINN, K. (1973): Low temperature effect on flower formation : vernalisation. In: Temperature and Life. (H.PRECHT,J.CHRISTOPHERSEN, H.HENSEL,W.LARCHER,eds.) Springer Verlag Berlin-Heidelberg-New York, 171 .

PORIS,E.G. (1941): Variations in the histology of the hypophysis of *Anolis carolinensis* with a note on Golgi configuration in cells of the pars anterior and pars intermedia. Anat.Rec. 80, 99 .

PANIGEL,M. (1956): Contribution à l'étude de l'ovoviviparité chez les reptiles : gestation et parturition chez le lézard vivipare *Zootoca vivipara*. Ann. Sci. Nat. (Zool.) 18, 569 .

PARVIZI,N, und F.ELLENDORFF (1974): Neuere Erkenntnisse der Endokrinologie der Fortpflanzung bei Haustieren. Dtsch. Tierärztl. Wschr. 81, 249.

OORDT, G.J. van, (1959): The reaction of the gonads to lengthening days in northern birds, migrating far beyond the equator. Ostrich, Suppl. 3, 342 .

REGAMEY, J. (1935): Les caractèrs sexuels du lézard *(Lacerta agilis L.)*. Rev. Suisse Zool. 42, 87 .

REINHARDT,W. (1974): Einflüsse verschiedener Lichtintensitäten auf die Gonadenaktivität der männlichen Ruineneidechse *(Lacerta sicula campestris BETTA)* während der frühen progressiven Phase. Diplomarbei Göttingen 1974 .

RILEY,G.M. (1936): Light regulation of sexual activity in the male sparrow *(Passer domesticus)*. Proc. Soc. Exp. Biol.Med. 34, 331 .

RILEY, G.M. und E.WITSCHI (1948): Comparative effects of light stimulation and administration of gonadotrophic hormones on female sparrows. Endocrinology, 23, 618 .

ROLLINAT,R. (1934): La vie des reptiles de la France centrale. Paris 1934

ROMEIS,B. (1948): Mikroskopische Technik. 15. Aufl. Verlag R. Oldenbourg, München.

SAINT GIRONS,H. und R. DUGUY (1971): Le cycle sexuel de *Lacerta muralis L.*en plaine et en montagne. Bull. Mus. Hist.Nat. 42, 609 .

SCHILDMACHER, H. (1938): Hoden und Schilddrüse des Gartenrotschwanzes *Phoenicurus ph. phoenicurus L.* unter dem Einfluß zusätzlicher Belichtung im Herbst und im Winter. Biol. Zbl. 58, 464 .

SCHWAB, R.G. (1971): Circannual testicular periodicity in the European starling in absence of photoperiodic change. In: Biochronometry (M.MENAKER,ed.) Washington: Nat. Acad. Sci. 428 .

SEHGAL,A. und SUNDARARAJ,B.J. (1970): Effects of various photoperiod regimes on the ovary of the catfish *Heteropneustes fossilis BLOCH* during the spawning and the postspawning periods. Biol. Repr. 2, 425.

STEBBINS, R.C. (1963): Activity changes in the striped plateau lizard with evidence on influence of the parietal eye. Copeia 1963, 681 .

STETSON,M.H. und J.E. ERICKSON (1971): Endocrine effects of castration in the white-crowned sparrows. Gen.Comp. Endocrin. 17, 105 .

STETSON,M.H., R.A.LEWIS, D.S.FARNER (1973): Some effects of exogenous gonadotropins and prolactin on photostimulated and refractory white-crowned sparrows. Gen. Comp. Endocrinol. 21, 424 .

STONEHOUSE, B. (1962): The tropic birds (genus *Phaeton*) of Ascension Island. Ibis, 103, 124 .

TEMPLETON, J.R. (1970): Reptiles. In: Comparative Physiol. of Thermoregulation. Bd.1, (C.C. WHITTOW,ed.) Acad. Press, New York, 167 .

THEMLITZ,M. (1974): Quantitative Untersuchungen über den Einfluß der Haltungstemperatur auf den Fortpflanzungszyklus bei männlichen Ruineneidechsen *(Lacerta sicula campestris BETTA)* während der Regressionsphase. Staatsexamensarbeit 1974 .

TINKLE,D.W. (1962): Reproductive potential and cycle in female *Crotalis atrox* from northwestern Texas. Copeia 1962, 306 .

TINKLE, D.W. und L.N. IRWIN (1965): Lizard reproduction: Refractory period and response to warmth in *Uta stansburiana* females. Science 148, 1613 .

TIENHOVEN,A.van, und J.R. PLANCK (1973): The effect of light on avian reproductive activity. In: Handbook of Physiology. (R.O. GREEP and E.B. ASTWOOD ,eds), Endocrinology Bd. II, Part 1. Amer.Physiol. Soc. Washington, 79 .

VAUGIEN,L. (1951): Ponte induite chez la Perruche ondulée maintenue à l'obscurité et dans l'ambiance des volières. C.R.Acad.Sci, 232, 1706 .

- (1955): Sur les réactions ovariennes du moineau domestique soumis, durant le repos sexuel, à des injections de gonadotropine sérique de jument gravide. Bull.Biol. Fr., Belg. 89, 1 .

- (1956): Ponte du chardonneret induite, en toutes saisons, par l'injection de gonadotropine equine. C.R. Acad. Sci. 245, 444 .

VIVIEN,J,H. (1941): Contribution à l'étude de la physiologie hypophysaire dans ses relations avec l'appareil génital, la thyroide et les corps suprarénaux chez les poissons sélaciens et téléostéens. Bull. Biol. Fr. Belg. 75, 257 .

WEISS, J, und K.KABISCH (1973): Jahreszyklische Untersuchungen der Catecholamine im Hypothalamus von *Triturus vulgaris L.* Acta Histoch. 46, 319 .

WHITFIELD,C.L. und R.L.LIVEZEY (1973): Thermoregulatory patterns in lizards. Physiol. Zool. 46, 285 .

WILHOFT,D, und J. ANDERSON (1960): Effect of acclimation on the preferred body temperature of the lizard, *Sceloporus occidentalis*.Science, 131, 610 .

WOLFSON,A. (1952): The occurence and regulation of the refractory period in the gonadal and fat cycles of the *Junco*. J.exptl. Zool. 121, 311 .

- (1966): Environmental and neuroendocrine regulation of annual gonadal cycles and migratory behavior in birds. Rec.Progr. in Horm.Res. 22, Acad. Press Inc. New York.

YOSHIOKA, H. (1966): On the effects of environmental factors upon the reproduction of fishes. 3. The occurence and regulation of refractory period in the photoperiodic response of Medaka, *Oryzias latipes*. J. Hokkaido Univ. Education Sec. II B 17, 23 .

ANHANG

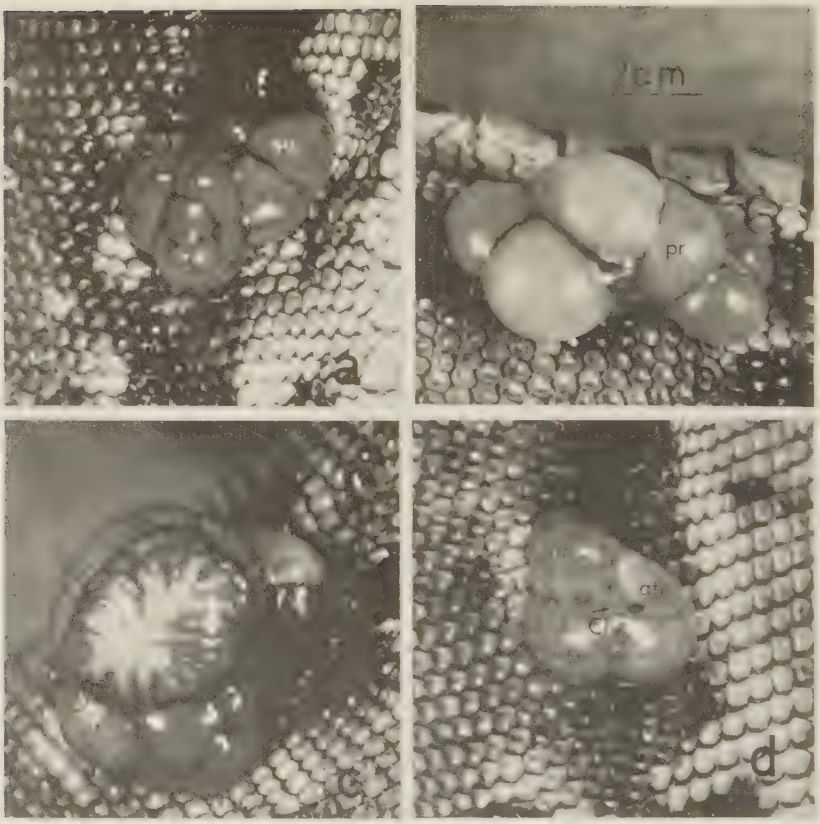


Abb. 2: Aktivitätszustand des Ovars

a) Ruhezustand (Stadium I)
b) Beginn vitellogenetischer Aktivität (Stadium II)
c) Vitellogenese (Stadium III)
d) Postovulatorisches Ovar (Stadium V)
pr praevitellogenetischer Follikel
C.l. Corpus luteum
atr. atretischer Follikel

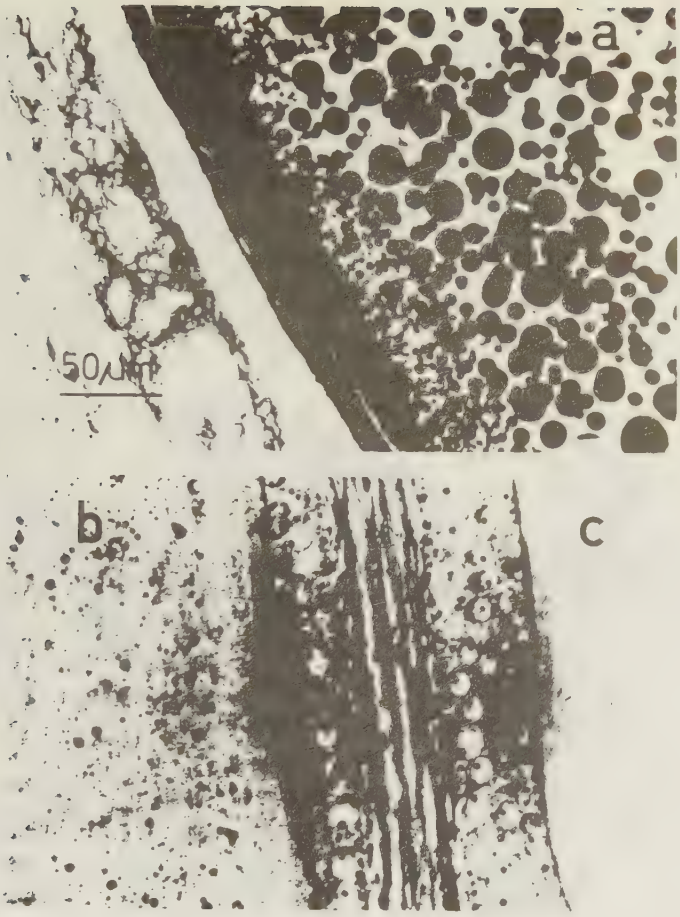


Abb. 3:
a) Follikel im Stadium III (Vitellogenese) mit großen Dotterkugeln
b) Follikel im Stadium II (Beginn der Vitellogenesephase)
c) Follikel im Stadium I (Praevitellogenese)

Abb. 4: Atretische Follikel

a) Beginn der Degeneration
b) Fortgeschrittenes Stadium
f Follikelzellen
h hypertrophierende Follikelzellen wachsen ins Lumen der degenerierenden Eizelle
z Zona pellucida
o Oozyte

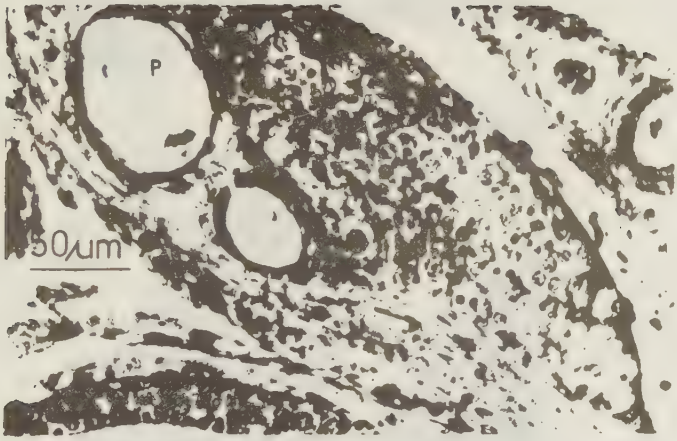


Abb. 5: Keimepithel

p Primordialfollikel

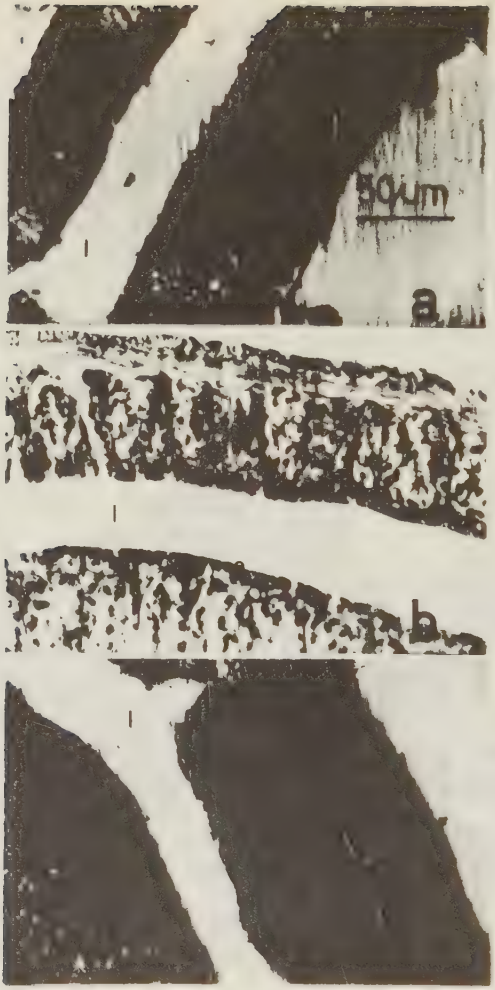


Abb. 6: Querschnitt durch die Uterusregion des Ovidukts

a) Ruhezustand unter Winterruhebedingungen
b) Beginn sekretorischer Aktivität (15°C, Ende April)
c) Volle sekretorische Aktivität

ud Uterusdrüsen
e Schleimhautepithel
l Lumen

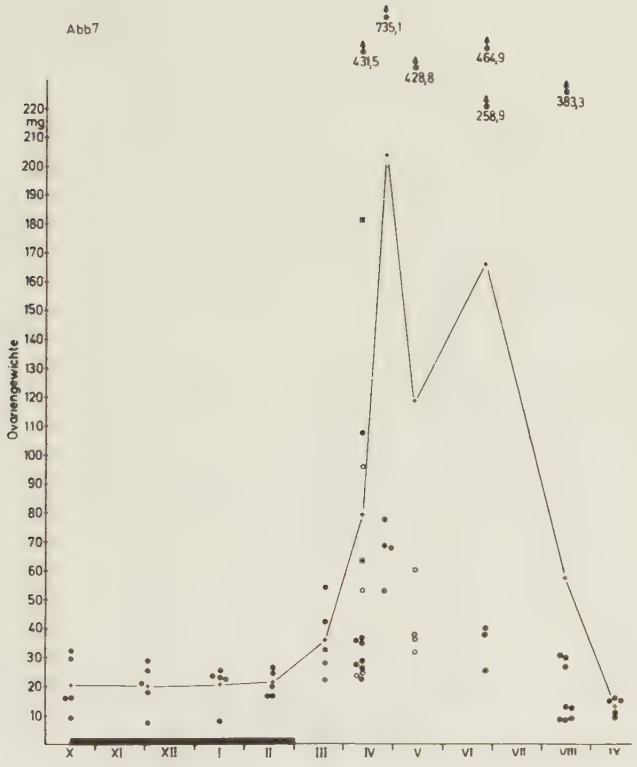


Abb. 7: Veränderung der Ovariengewichte im Laufe eines Jahres bei L. s. c. in einer an Göttinger Verhältnisse ($\gamma = 52^{\circ}$ 32' n. Br.) angepaßten Photoperiode bei 25 bis 30 °C. Schwarzer Balken: Dauer der Winterruhe bei 5 bis 6 °C. Leere Kreise: Eier im Ovidukt oder abgelegt.

Abb. 8: Veränderungen in der Höhe der Drüsenschicht im Ovidukt im Laufe eines Jahres bei L. s. c. in einer an Göttinger Verhältnisse ($\varphi = 52^{\circ}$ 32' n. Br.) angepaßten Photoperiode bei 25 bis 30°C.
Schwarzer Balken: Dauer der Winterruhe bei 5 bis 6°C.
Leere Kreise: Eier im Ovidukt oder abgelegt.

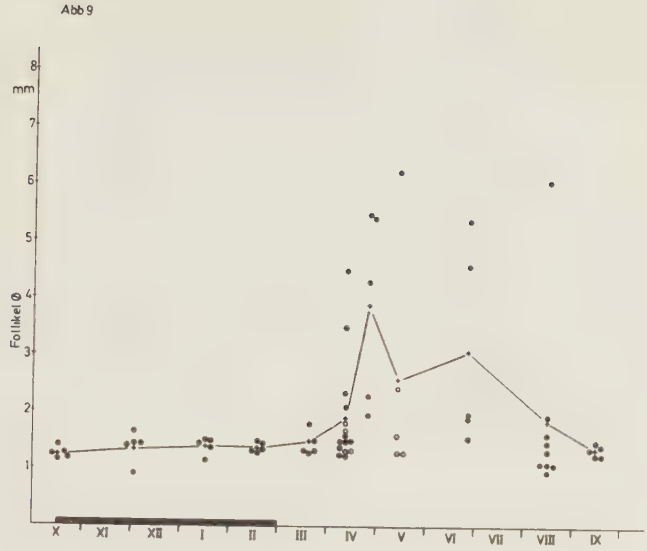


Abb. 9: Veränderungen im Durchmesser des größten Follikels im Laufe eines Jahres bei L. s. c. in einer an Göttinger Verhältnisse (φ= 52° 32' n. Br.) angepaßten Photoperiode bei 25 bis 30°C.
Schwarzer Balken: Dauer der Winterruhe bei 5 bis 6°C.
Leere Kreise: Eier abgelegt oder im Ovidukt

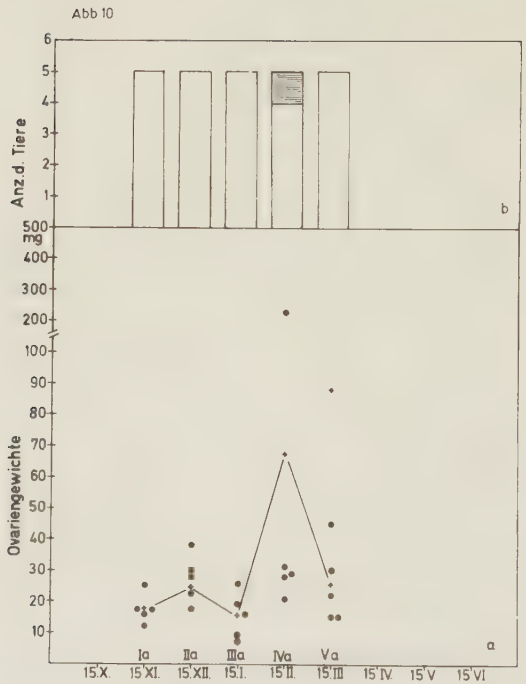


Abb. 10: Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen auf einen 4-wöchigen LD 14:10 bei 30°C in Abhängigkeit von der Dauer der Winterruhe (DD/5-6°C)

Gr. I a 8.10. - 15.10.
Gr. II a 8.10.- 15.11.
Gr. III a 8.10. - 15.12.
Gr. IV a 8.10. - 15.1.
Gr. V a 8.10. - 15.2.

a) gemessen an den Ovariengewichten
b) Fortpflanzungszustand; Erläuterung der Symbole S. 13 und 14

Abb.11

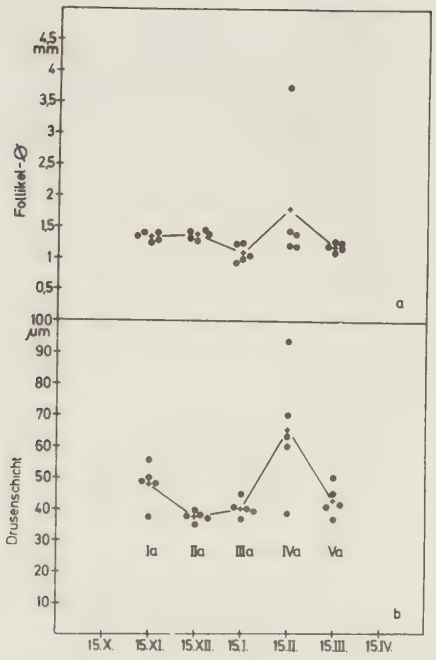


Abb. 11: Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen auf einen 4-wöchigen LD 14:10 bei 30°C in Abhängigkeit von der Dauer der Winterruhe (DD/5-6°C):

Gr. I a 8.10. - 15.10.
Gr. II a 8.10. - 15.11.
Gr. III a 8.10. - 15.12.
Gr. IV a 8.10. - 15.1.
Gr. V a 8.10. - 15.2.

a) gemessen am Durchmesser des größten Follikels
b) gemessen an der Höhe der Drüsenschicht im Ovidukt

Abb 12

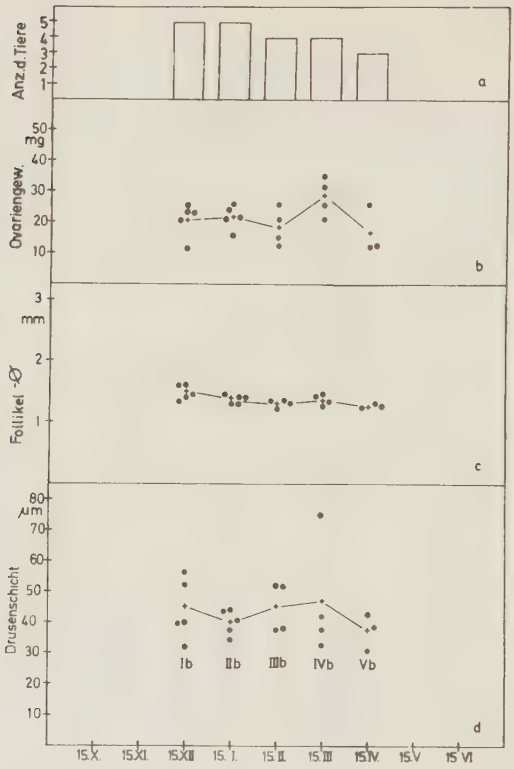


Abb. 12: Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen auf einen 8-wöchigen LD 14:10 bei 30°C in Abhängigkeit von der Dauer der Winterruhe (DD/5-6°C):

Gr. I b 8.10. - 15.10.
Gr. II b 8.10. - 15.11.
Gr. III b 8.10. - 15.12.
Gr. IV b 8.10. - 15.1.
Gr. V b 8.10. - 15.2.

a) Fortpflanzungszustand, Erläuterung der Symbole S. 13 und 14
b) gemessen an den Ovariengewichten,
c) gemessen am Durchmesser des größten Follikels,
d) gemessen an der Höhe der Drüsenschicht im Oviduk

Abb 13

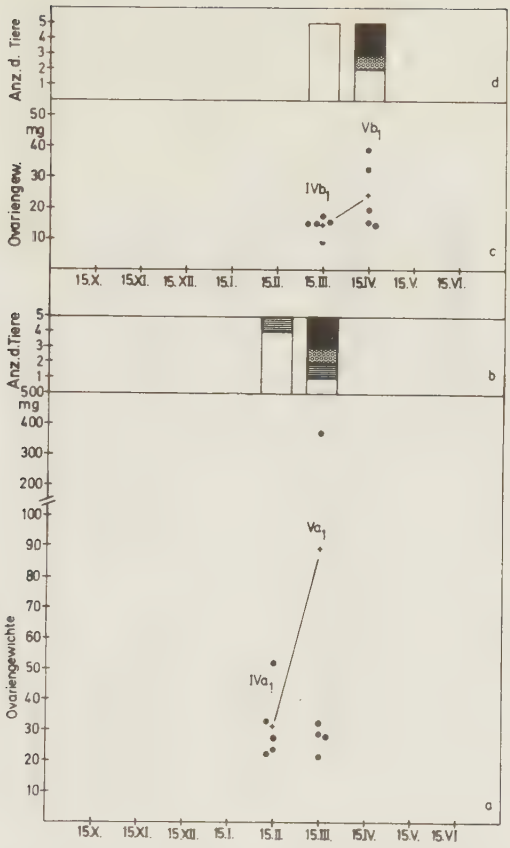


Abb. 13: Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen auf einen 4- bzw. 8-wöchigen LD 14:10 bei 30°C in Abhängigkeit von der Dauer der Winterruhe (DD/5-6°C:

Gr. IV a_1 8.10. - 15.1.
Gr. V a_1 8.10. - 15.2.
Gr. IVb_1 8.10. - 15.1.
Gr. Vb_1 8.10. - 15.2., sowie von der Anwesenheit von Männchen.

a) und c) gemessen an den Ovariengewichten
b) und d) Fortpflanzungszustand, Symbole S. 13 und 14

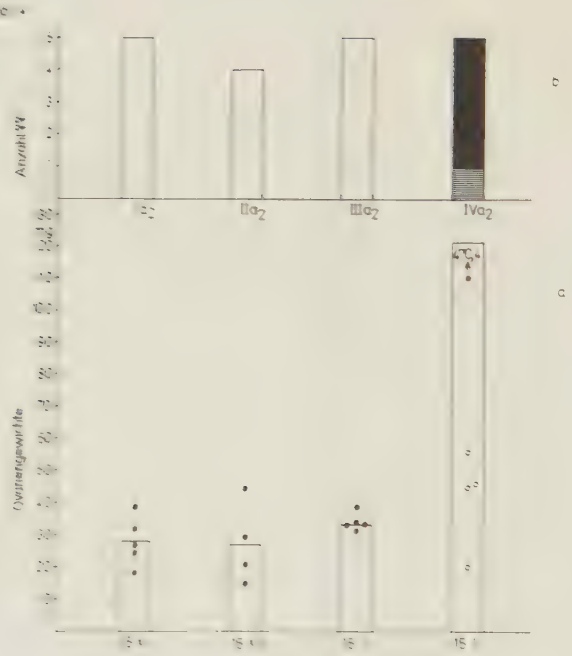


Abb. 14: Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen auf einen 4-wöchigen LD 14:10 bei 25°C in Abhängigkeit von der Dauer der Winterruhe (DD/10°C):

Gr. I a_2 keine Winterruhe
Gr. II a_2 15.10. - 15.11.
Gr. IIIa_2 15.10. - 15.12.
Gr. IVa_2 15.10. - 15.1.

a) gemessen an den Ovariengewichten
Säulen: Mittelwerte
Leere Kreise: Werte von Tieren, die im Untersuchungsintervall Eier ablegten,
b) Fortpflanzungszustand, Symbole S. 13 und 14

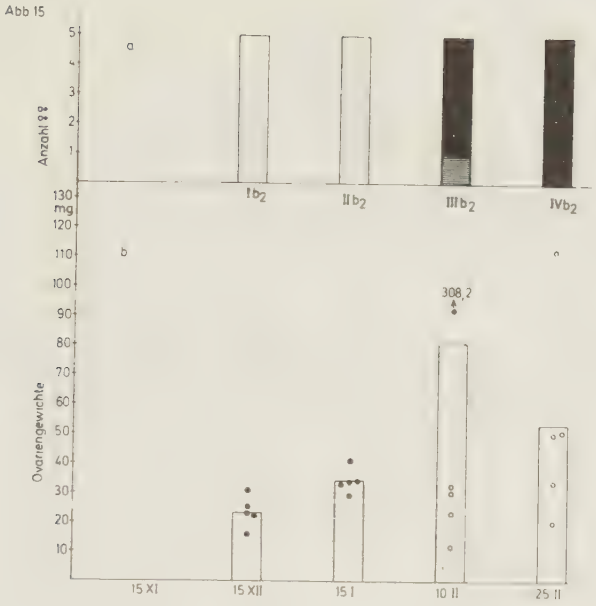


Abb. 15: Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen auf einen 8-wöchigen LD 14:10 bei 25°C in Abhängigkeit von der Dauer der Winterruhe (DD/10°C):

Gr. Ib_2 keine Winterruhe
Gr. IIb_2 15.10. - 15.11.
Gr. $IIIb_2$ 15.10. - 15.12.
Gr. IVb_2 15.10. - 15.1.

b) gemessen an den Ovariengewichten,
Säulen: Mittelwerte
Leere Kreise: Werte von Tieren, die im Untersuchungsintervall Eier ablegten
a) Fortpflanzungszustand, Symbole S. 13 und 14

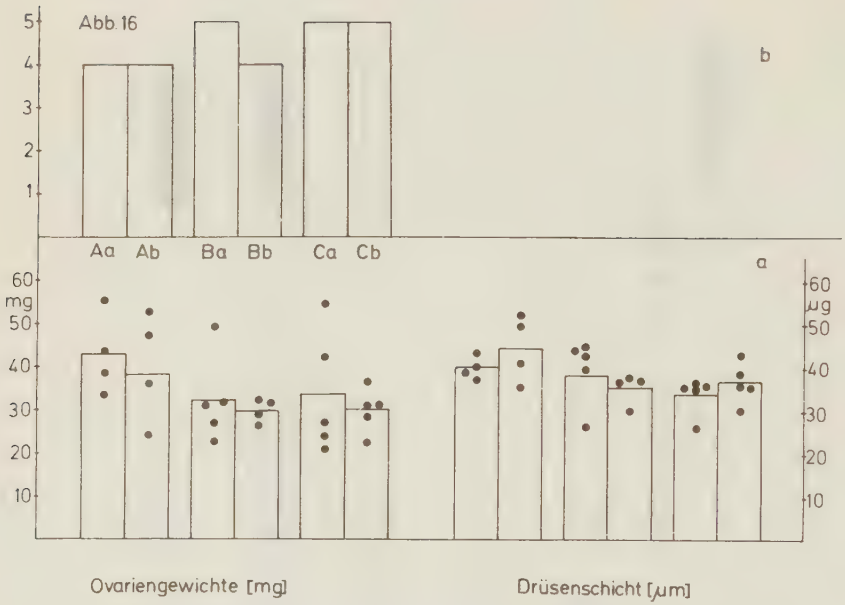


Abb. 16: Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen auf einen LD 14:10 bei 25°C nach 4 Wochen (linke Säulen) und 8 Wochen (rechte Säulen)

a) gemessen an den Ovariengewichten und der Höhe der Drüsenschicht im Oviduct
Säulen: Mittelwerte
b) Fortpflanzungszustand, Symbole S. 13 und 14

Vorbehandlung von Anfang September bis Mitte Oktober:
Gr. Aa, Ab: LD 8:16/25°C
Gr. Ba, Bb: DD / 9-11°C
Gr. Ca, Cb: LD 14:10 / 9-11°C

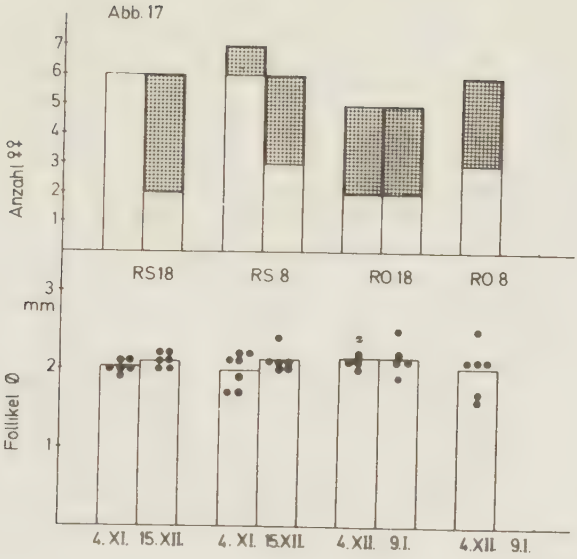


Abb. 17: Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen auf einen LD 8:16

(Gr. RS 8 und Gr. RO 8) und einen LD 18:6
Gr. RS 18 und Gr. RO 18) bei 25°C nach 35 Tagen (linke Säulen) und nach 70 Tagen (rechte Säulen),
gemessen am Durchmesser des größten Follikels

Untere Säulen: Mittelwerte
Obere Säulen: Fortpflanzungsstadien,
Symbole S. 13 und 14
Vorbehandlung: Gr. RS 8 und Gr. RS 18: LD 8:16/12°C vom 30.6. bis 30.9.
Gr. RO 8 und RO 18: LD 16/12°C vom 30.6. bis 30.30.10.

Abb. 18

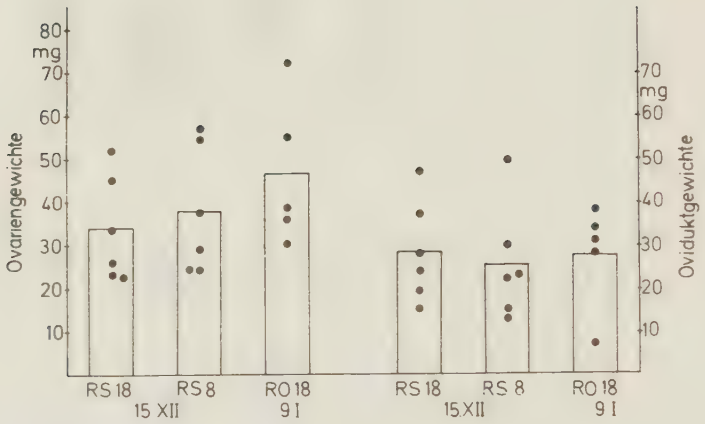


Abb. 18: Reaktion des Fortpflanzungssystem weiblicher Ruineneidechsen auf einen LD 8:16 (Gr. RS 8) und einen LD 18:6/ Gr. RS 18 und Gr. RO 18) bei 25°C nach 70 Tagen,

gemessen an den Ovarien- und Oviduktgewichten;
Säulen: Mittelwerte,
Vorbehandlung: Gr. RS 8 und Gr. RS 18: LD 8:16/12°C vom 30.6. bis 30.9.,
Gr. RO 18: LD 8:16/12°C vom 30.6. bis 30.10.

Abb 19

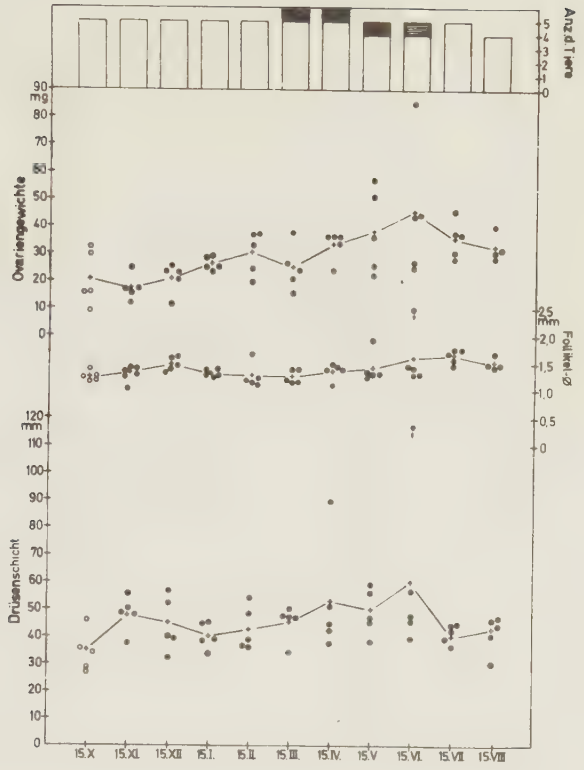


Abb. 19: Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen auf einen LD 14:10 bei 30°C vom 15.10. an, gemessen an den Ovariengewichten, den Follikeldurchmessern und der Höhe der Drüsenschicht im Oviduct. Leere Kreise: Kontrollen zu Versuchsbeginn. Das Diagramm gibt den Fortpflanzungszustand der untersuchten Tiere wieder (Symbole S. 13 und 14). Zusätzlich ist angegeben, daß 2 Tiere (schwarze Rechtecke), die nicht identifiziert werden konnten, Eier abgelegt haben.

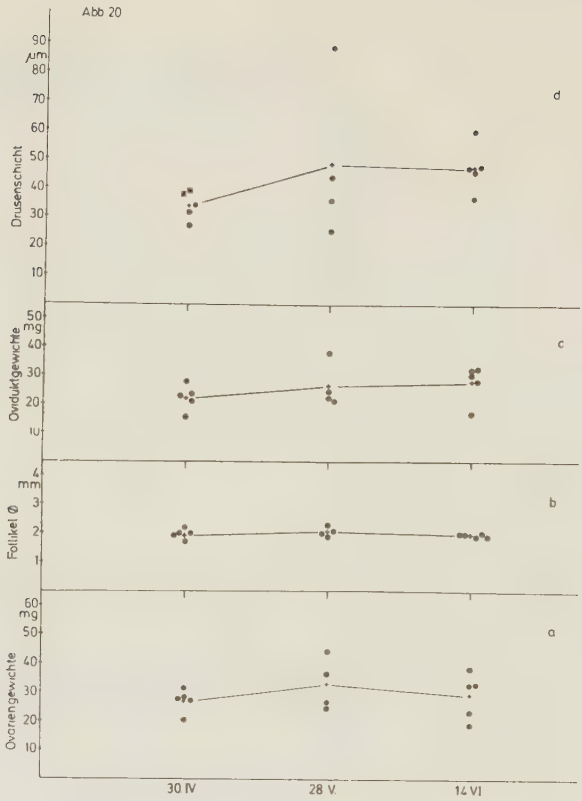


Abb. 20: Ausbleiben einer positiven Reaktion des Fortpflanzungssystems unter Winterruhebedingungen (DD/5 - 6°C) bis zum 14.6., gemessen an den Ovariengewichten, Follikeldurchmessern, Oviduktgewichten und der Höhe der Drüsenschicht im Ovidukt.

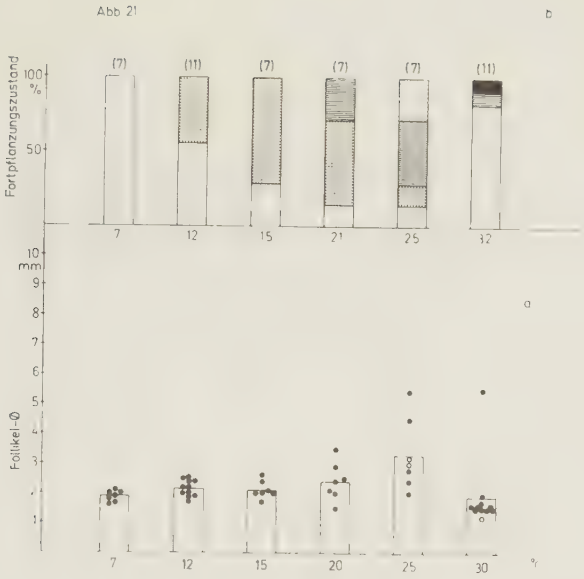


Abb. 21: Unterschiedliche Reaktion des Fortpflanzungssystem weiblicher Ruineneidechsen auf einen LD 14:10 bei verschiedenen Temperaturen vom 25. 1. an,

a) gemessen an den Follikeldurchmessern 5 Wochen nach Versuchsbeginn, Säulen: Mittelwerte
Leere Kreise: Eier im Ovidukt oder abgelegt
b) Fortpflanzungszustand, Symbole S. 13 und 14

Abb 22

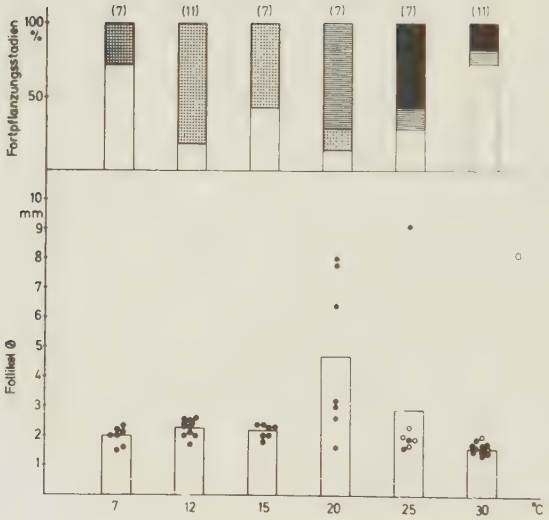


Abb. 22: Unterschiedliche Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen auf einen LD 14:10 bei verschiedenen Temperaturen vom 25. 1. an,

a) gemessen an den Follikeldurchmessern 10 Wochen nach Versuchsbeginn, Säulen: Mittelwerte
Leere Kreise: Eier im Oviduct oder abgelegt
b) Fortpflanzungszustand, Symbole S. 13 und 14

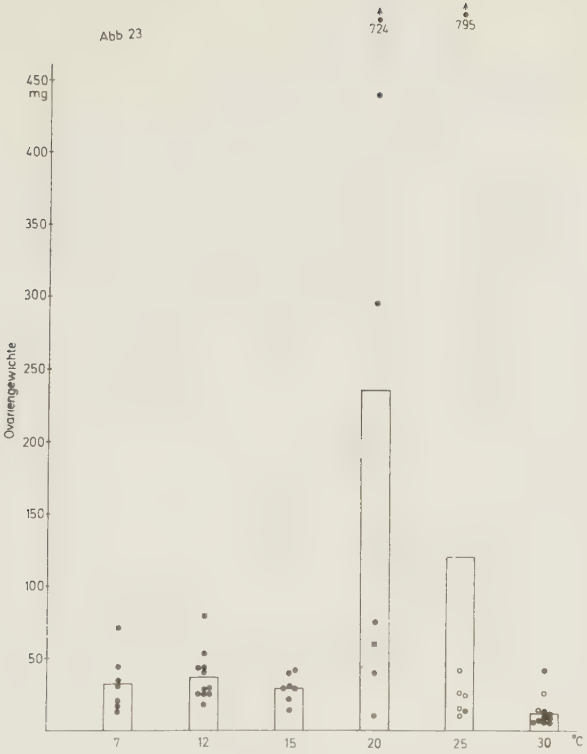


Abb. 23: Unterschiedliche Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen auf einen LD 14:10 bei verschiedenen Temperaturen vom 25. 1. an, gemessen an den Ovariengewichten 10 Wochen nach Versuchsbeginn.

Säulen: Mittelwerte
Leere Kreise: Eier im Oviduk oder abgelegt

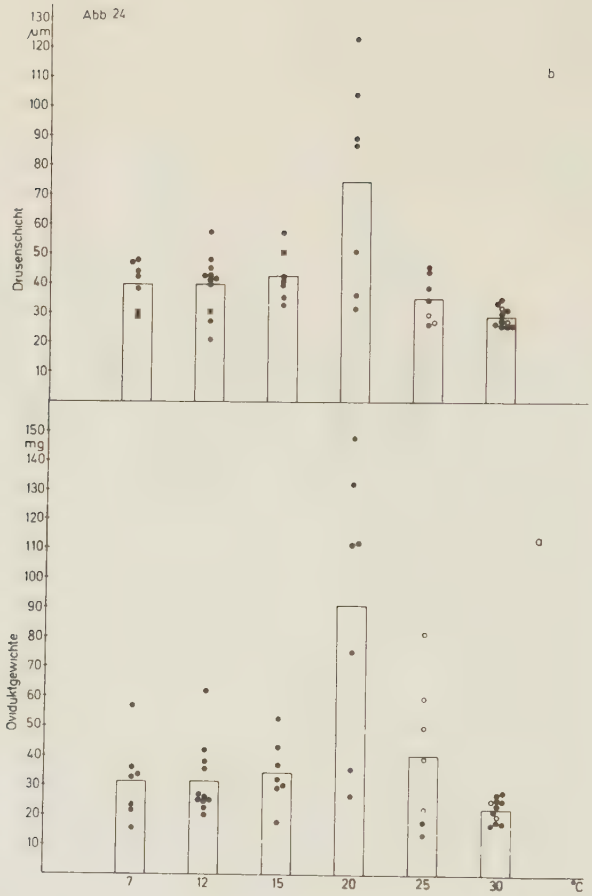


Abb. 24: Unterschiedliche Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen auf einen LD 14:10 bei verschiedenen Temperaturen vom 25. 1. an, gemessen 10 Wochen nach Versuchsbeginn

a) an den Oviduktgewichten
b) an der Höhe der Drüsenschicht im Oviduk
Säulen: Mittelwerte
Leere Kreise: Eier im Oviduk oder abgelegt

Abb 25

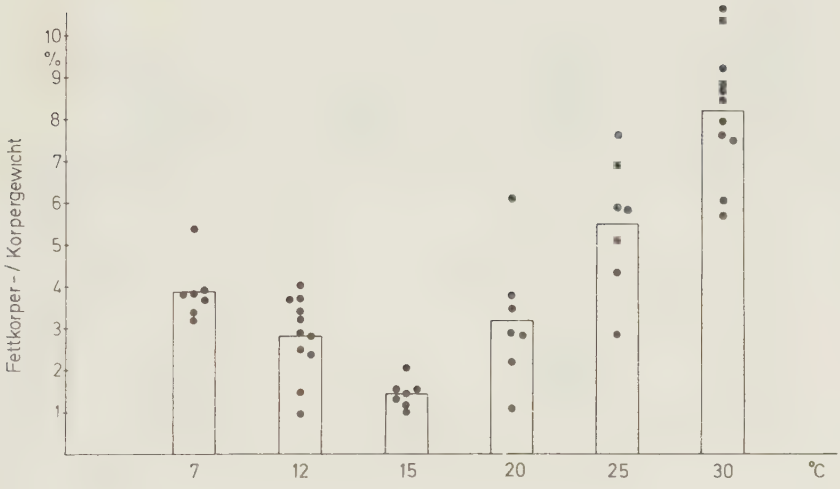


Abb. 25: Veränderungen des Verhältnisses Fettkörper-/Körpergewicht bei Ruineneidechsen-Weibchen nach 10-wöchigem Aufenthalt in einem LD 14:10 bei verschiedenen Temperaturen im Anschluß an eine Winterruhe (DD/5°C) bis zum 25. 1.
Säulen: Mittelwerte

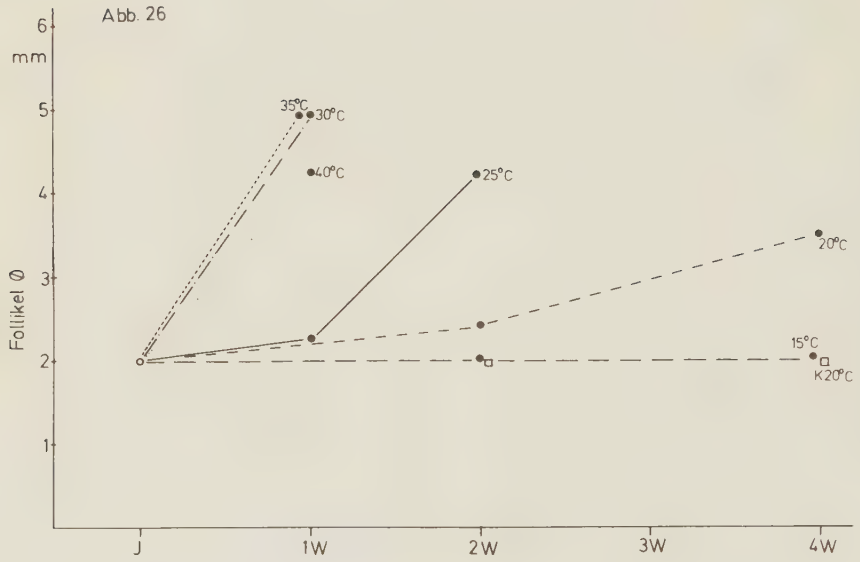


Abb. 26: Wirkung von FSH auf das Follikelwachstum bei verschiedenen Temperaturen. Injizierte Dosis: 0,5 IE jeden zweiten Tag. Abzisse: Wochen, J=Startpunkt.
Leerer Kreis: mittlerer Follikeldurchmesser zu Versuchsbeginn.
Schwarze Kreise: Mittelwerte
Leere Quadrate: Kontrollen bei 20°C

Abb 27

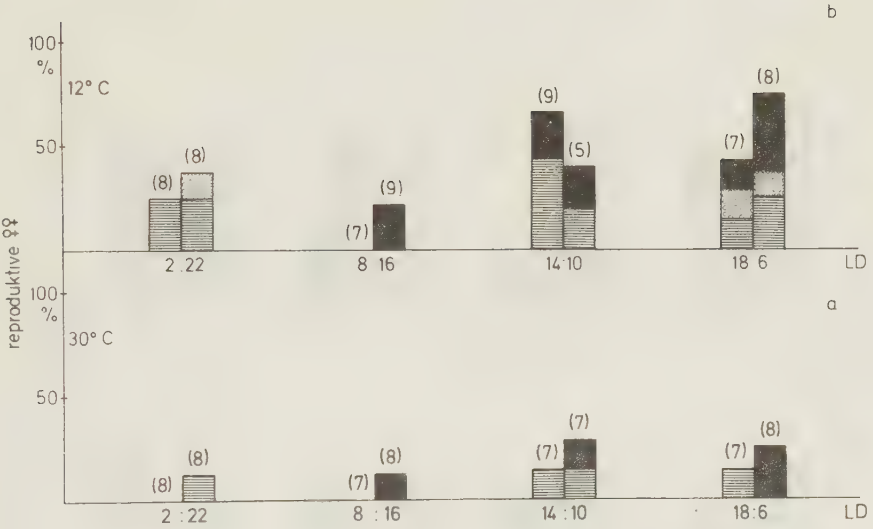


Abb. 27: Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen bis zum 15.2. auf unterschiedliche Photoperioden bei 30°C nach verschiedener Vorbehandlung während der Refraktärperiode (16.10. - 31.12.).

a) Vorbehandlung: LD 8:16 / 30°C, Serie W (linke Säulen) und Serie MK (rechte Säulen)
b) Vorbehandlung: LD 8:16/12°C, Serie K (linke Säulen) und Serie MK (rechte Säulen).
Den Serien MW und MK waren Männchen beigegeben. In Klammern: Anzahl der Weibchen pro Versuchsgruppe, Symbole S. 13 und 14

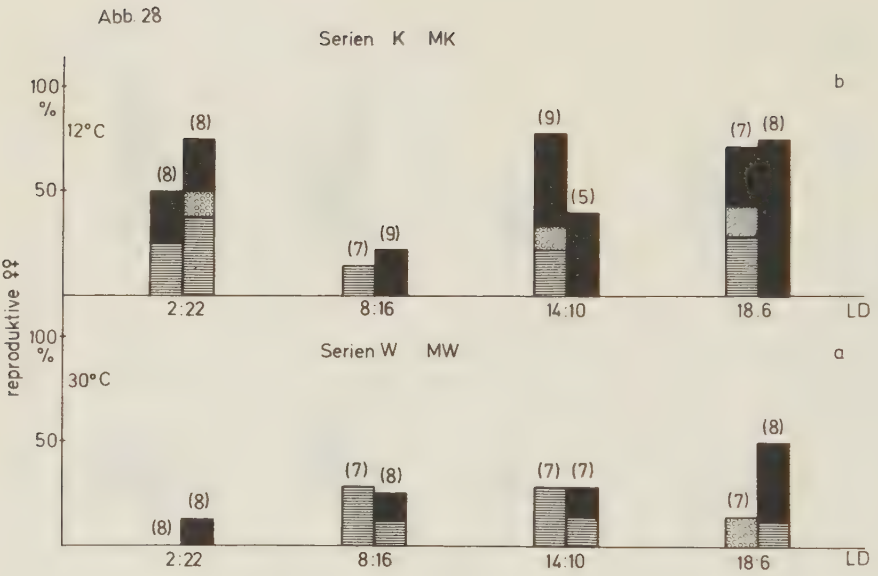


Abb. 28: Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen bis zum 15.3. auf unterschiedliche Photoperioden bei 30°C nach verschiedener Vorbehandlung während der Refraktärperiode (16.10. - 31.12.).

a) Vorbehandlung: LD 8:16 / 30°C, Serie W (linke Säulen) und Serie MK (rechte Säulen)
b) Vorbehandlung: LD 8:16 / 12°C, Serie K (linke Säulen) und Serie MK (rechte Säulen).
Den Serien MW und MK waren Männchen beigegeben. In Klammern: Anzahl der Weibchen pro Versuchsgruppe, Symbole S. 13 und 14

Abb 29

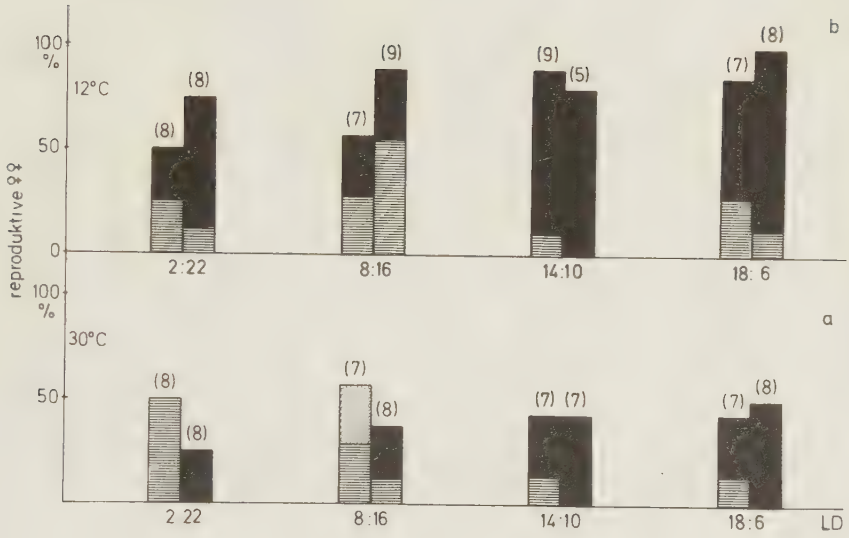


Abb. 29: Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen bis zum 25. 4. auf unterschiedliche Photoperioden bei 30°C nach verschiedener Vorbehandlung während der Refraktärperiode (16. 10. - 31. 12.).

a) Vorbehandlung: LD 8:16 / 30°C, Serie W (linke Säulen) und Serie MK (rechte Säulen)

b) Vorbehandlung: LD 8:16 / 12°C, Serie K (linke Säulen) und Serie MK (rechte Säulen).

Den Serien MW und MK waren Männchen beigegeben. In Klammern: Anzahl der Weibchen pro Versuchsgruppe, Symbole S. 13 und 14

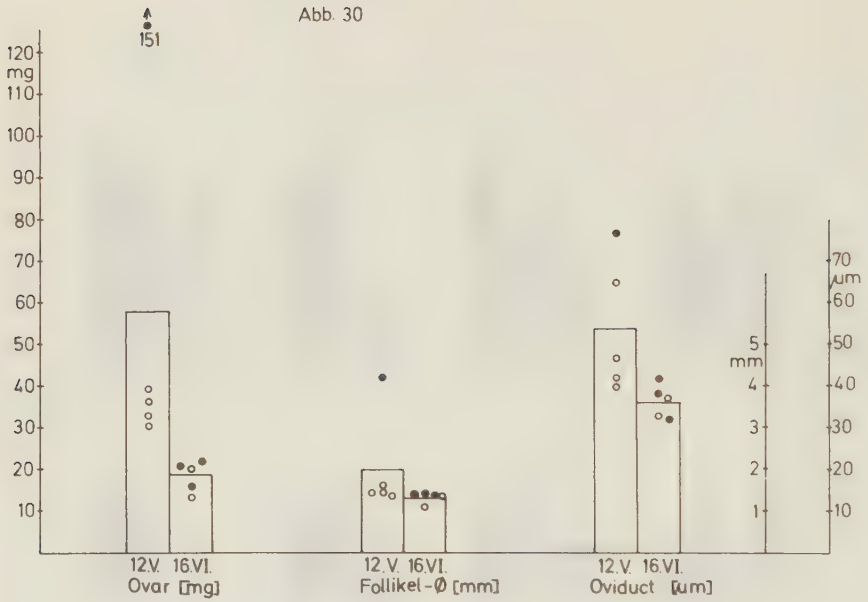


Abb. 30: Reaktion des Fortpflanzungssystems weiblicher Ruineneidechsen in der Progressionsphase auf einen LD 14:10 bei 30°C vom 10.4. an.
Linke Säulen: Mittelwerte der Ovariengewichte, Follikeldurchmesser und der Höhe der Drüsenschicht im Ovidukt nach 4 Wochen.
Rechte Säulen: Mittelwerte nach 8 1/2 Wochen
Weiße Kreise: Eier abgelegt

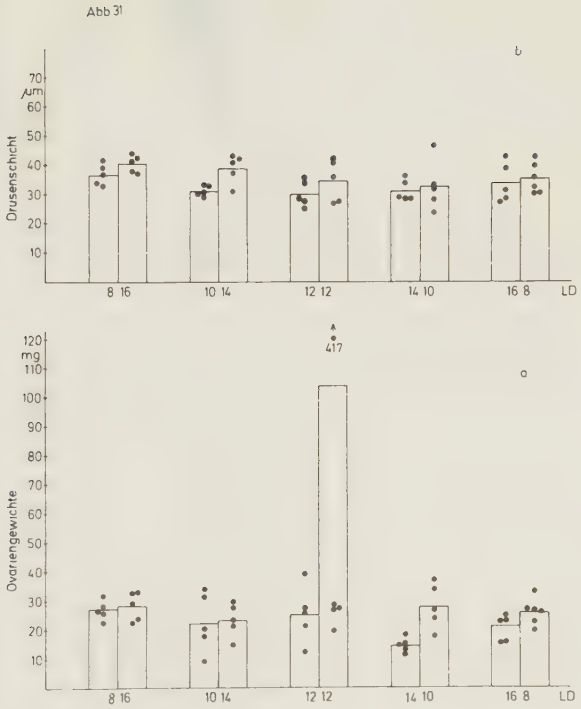


Abb. 31: Einsetzen der Regression des Fortpflanzungssystems in verschiedenen Photoperioden (Gruppen: RW 8, RW 10, RW 12, RW 14, RW 16) bei 30 °C vom 25. 5. an,

a) gemessen an den Ovariengewichten,
b) gemessen an der Höhe der Drüsenschicht im Ovidukt.

Linke Säulen: Mittelwerte nach 4 Wochen
Rechte Säulen: Mittelwerte nach 8 Wochen

Abb 32

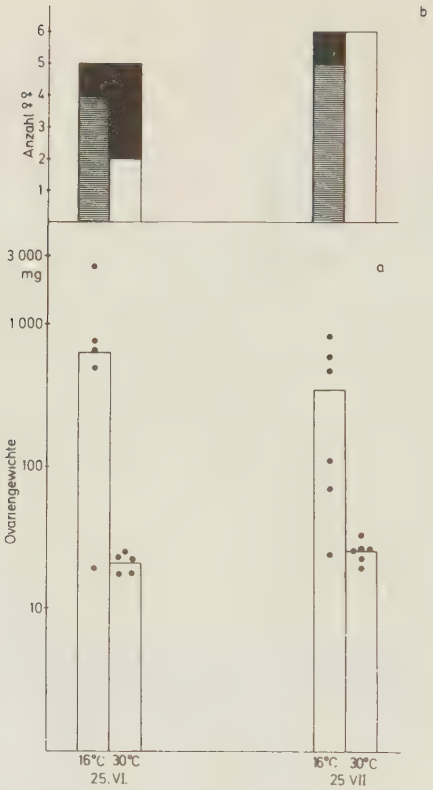


Abb. 32: Verlauf der Regression des Fortpflanzungssystems bei 16 (Gr. RK 16) und 30°C (Gr. RW 16) in einem LD 16:8 vom 25. 5. an.

a) Säulen: Mittelwerte der Ovariengewichte am 25. 6. und 25. 7.
b) Fortpflanzungszustand zu diesen Zeitpunkten, Symbole S. 13 und 14

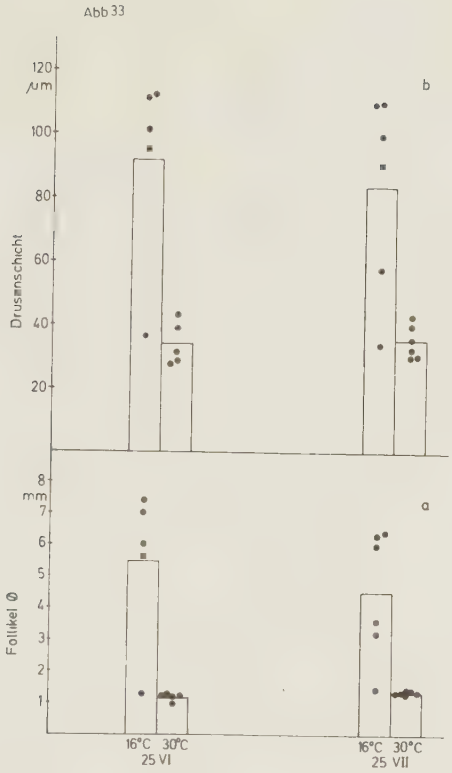


Abb. 33: Verlauf der Regression des Fortpflanzungssystems bei 16 (Gr. RK 16 und 30°C (Gr. RW 16) in einem LD 16:8 vom 25. 5. an.

a) gemessen an den Follikeldurchmessern,
b) gemessen an der Höhe der Drüsenschicht im Ovidukt
Die Säulen geben die Mittelwerte wieder.

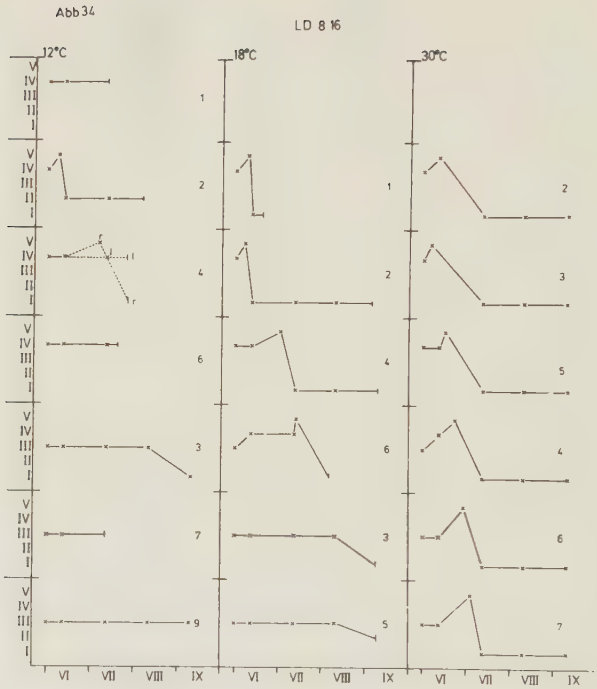


Abb. 34: Verlauf der Regression der Ovarien beim Individuum in einem LD 8:16 bei 12°, 18° und 30°C, beobachtet durch Laparotomie.
Ordinate: Fortpflanzungsstadien (s.S. 13 und 14).
Abzisse: Monate
Tier 4 bei 12°C legt nur die Eier des rechten Ovidukts ab.

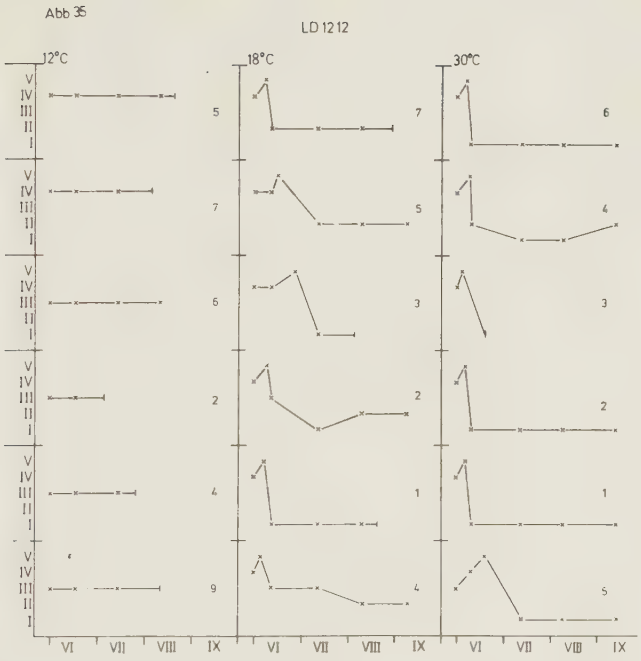


Abb. 35: Verlauf der Regression der Ovarien beim Individuum in einem LD 12:12 bei 12, 18 und 30°C, beobachtet durch Laparotomie.
Ordinate: Fortpflanzungsstadien (s.S. 13 und 14).
Abzisse: Monate

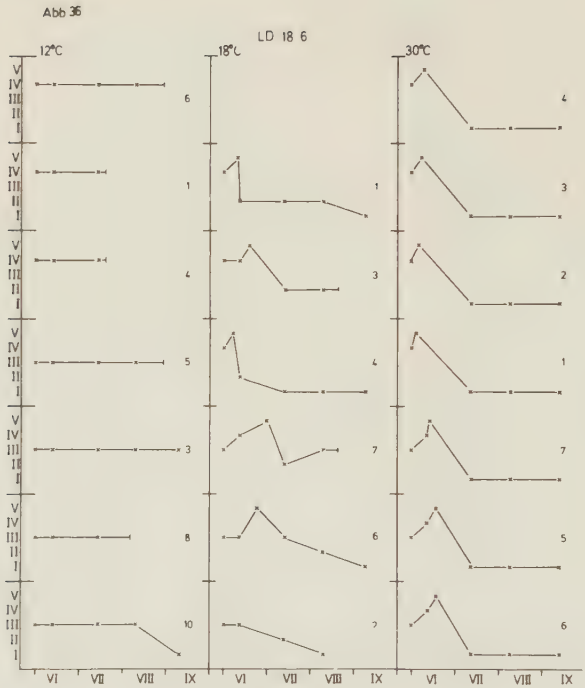


Abb. 36: Verlauf der Regression der Ovarien beim Individuum in einem LD 18:6 bei 12, 18 und 30°C, beobachtet durch Laparotomie.
Ordinate: Fortpflanzungsstadien (s.S. 13 und 14).
Abzisse: Monate

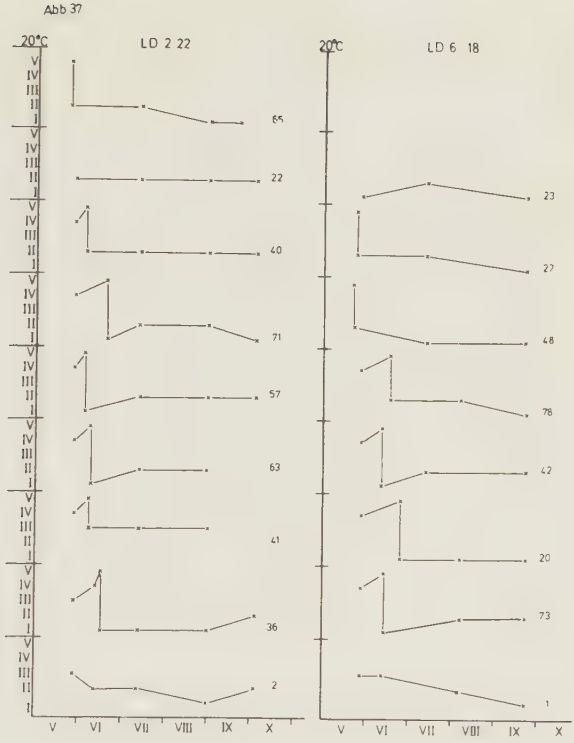


Abb. 37: Verlauf der Regression der Ovarien beim Individuum in einem LD 2:22 und LD 8:16 bei 20°C, beobachtet durch Laparotomie.
Ordinate: Fortpflanzungsstadien (s.S. 13 und 14)
Abzisse: Monate

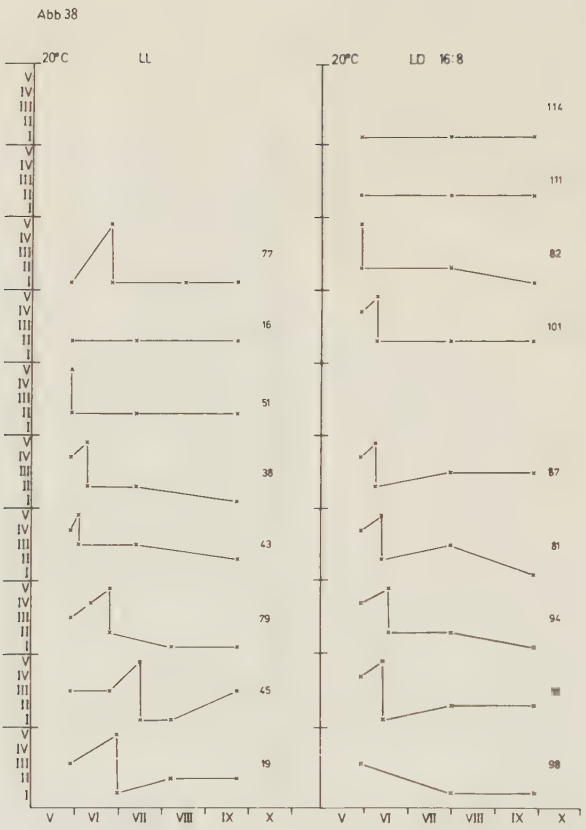


Abb. 38: Verlauf der Regression der Ovarien beim Individuum in einem LD 16:8 und im LL bei 20°C, beobachtet durch Laparotomie.
Ordinate: Fortpflanzungsstadien (s.S. 13 und 14)
Abzisse: Monate

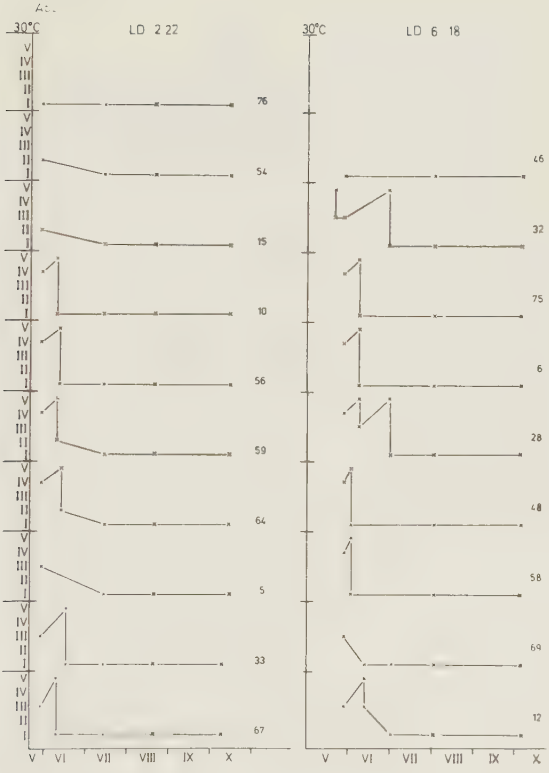


Abb. 39: Verlauf der Regression der Ovarien beim Individuum in einem LD 2:22 und LD 6:18 bei 30°C, beobachtet durch Laparotomie.
Ordinate: Fortpflanzungsstadien (s.S. 13 und 14)
Abzisse: Monate

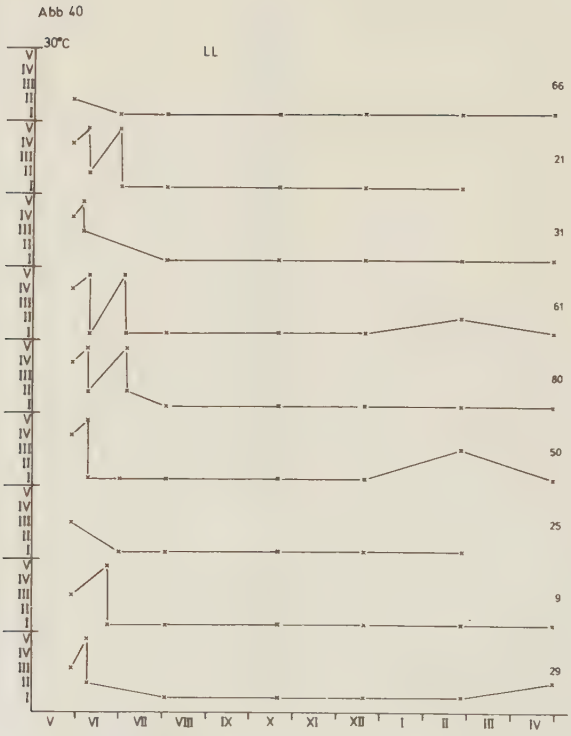


Abb. 40: Verlauf der Regression der Ovarien beim Individuum im LL bei 30°C, beobachtet durch Laparotomie. Ordinate: Fortpflanzungsstadien (s.S. 13 und 14). Abzisse: Monate

Lebenslauf

Zur Person:

Peter-Klaus Fischer, geboren am 14. Dezember 1941 in Breslau als Sohn des kaufmännischen Angestellten Paul Fischer und seiner Ehefrau Marie Fischer, geb. Scholze.

Dezember 1970 Heirat mit der Realschullehrerin Gertrud Fischer, geb. Buß.

Oktober 1972 und Oktober 1974 Geburt der Söhne Carsten und Hendrik.

Grund- und Oberschulbildung:

April 1948: Volksschule in Enzen, Kreis Schaumburg-Lippe,
April 1952: Gymnasium in Stadthagen
Februar 1962 Reifeprüfung

Hochschulbildung:

Wintersemester 1962/63 Immatrikulation an der Georg-August-Universität Göttingen, Studium der Fächer Geographie, Biologie, Chemie und Sport.
Sommersemester 1964: Christian-Albrechts-Universität Kiel
Wintersemester 1964/65: Rückkehr nach Göttingen
Juni 1971: Staatsexamen in den Fächern Biologie und Sport.
Seit Sommersemester 1969 Tätigkeit als wissenschaftliche Hilfskraft in den Kursen und Praktika im I. Zoologischen Institut.
Wintersemester 1971/72: Verwaltung einer wissenschaftlichen Assistentenstelle, Beginn der Dissertation im Fach Zoologie, Nebenfächer: Botanik und Humanphysiologie,
August 1972 bis 1974: Graduiertenstipendium

Herrn Prof. Dr. K. Fischer danke ich herzlich für die Arbeitsmöglichkeit, die freundliche Überlassung von Arbeitsgeräten, für Kritik und stete Anregungen im Gespräch.

Danken möchte ich auch Fräulein Ulrike Overbeck für ihre technische Hilfe.

SOFORTDRUCK BRAUNSCHWEIG

SOFORTDRUCK BRAUNSCHWEIG